

Wechselwirkungen von Photoperiode, Pheromonen und östrischen Korrelaten bei weiblichen Kaninchen

Disbui. München

1989

Thomas Vodermayr



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554827_0078

Aus dem
Institut für medizinische Psychologie der
Ludwig-Maximilians-Universität München
Vorstand Prof. Dr. E. Pöppel

vorgelegt über Prof. Dr. Dr. F. Sinowatz
Institut für Tieranatomie der
Ludwig-Maximilians-Universität München
Lehrstuhl für Tieranatomie II insbesondere Allgemeine
Anatomie, Histologie und Embryologie

**Wechselwirkungen von Photoperiode, Pheromonen
und östrischen Korrelaten bei weiblichen
Kaninchen**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde der
Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Thomas Vodermayr
aus Frabertsham

München 1989

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Dekan: Univ.-Prof. Dr. M. Rüsse

Referent: Univ.-Prof. Dr. Dr. F. Sinowatz

Korreferent: Univ.-Prof. Dr. J. Unshelm

Tag der Promotion: 28. Juli 1989

Meinen Eltern gewidmet

Inhaltsübersicht

Seite

1.	Einleitung	1
1.1.	Circadiane Rhythmen	1
1.2.	Circannuale Rhythmen	2
1.3.	Die Photoperiode	3
1.4.	Chemische Signale	5
1.5.	Das Kaninchen	13
1.6.	Ziel dieser Arbeit	19
2.	Allgemeine Methoden	20
2.1.	Versuchstiere	20
2.2.	Testparameter	21
2.3.	Operative Methoden	25
Eigene Untersuchungen und Ergebnisse		
3.	Photoperiodische Einflüsse	27
3.1.	Versuchsaufbau	27
3.2.	Einfluß von Tageszeit	28
3.3.	Messungen unter Langtag	31
3.4.	Messungen nach Lichtumstellung auf Kurztag	35
3.5.	Messungen nach Lichtumstellung auf Langtag	37
3.6.	Zyklische Schwankungen	38
4.	Einfluß von Duftsignalen bzw. Pheromonen	40
4.1.	Versuchsaufbau	40

4.1.1.	Wahlversuche	41
4.1.2.	Dauerduftbehandlung	43
4.2.	Ergebnisse aus den Wahlversuchen	45
4.3.	Ergebnis aus der Dauerduftbehandlung	54
5.	Beteiligung des akzessorischen olfaktorischen Systems	56
5.1.	Versuchsaufbau	56
5.1.1.	Ausschaltung des akzessorischen olfaktorischen Systems	56
5.1.2.	Wahlversuch	57
5.1.3.	Histologische Methoden	58
5.2.	Ergebnisse des Wahlversuches	59
5.3.	Ergebnis der histologischen Untersuchung	62
6.	Diskussion	66
6.1.	Zu tageszeitlichen Einflüssen	66
6.2.	Zu photoperiodischen Einflüssen	67
6.3.	Reaktionen auf Duftsignale	72
6.4.	Beteiligung des akzessorischen Systems bei der Verarbeitung von Geruchs- eindrücken aus Kinnmarkierungen	76
6.5.	Ausblicke	79
7.	Zusammenfassung/Summary	80
8.	Literaturübersicht	84

1. Einleitung

Jeder Organismus ist in seiner Entwicklung, Lebensfähigkeit und in seinem Verhalten von den Zuständen und den Veränderungen der Umwelt abhängig. Zahllose Faktoren, zum einen die "abiotischen Faktoren" (chemisch-physikalische Eigenschaften des unbelebten Teils der Natur), zum anderen die "biotischen Faktoren" (Existenz und Lebenstätigkeit der belebten Natur), wirken fördernd, limitierend, richtend und modifizierend auf die Art und auf das Individuum ein. Die dadurch geformten tagesperiodischen (circadianen), bzw. jahresperiodischen (circannualen) Rhythmen sind bei vielen Säugetierarten hinsichtlich lokomotorischer Aktivität, Hormonausschüttung und Fortpflanzung beobachtet worden.

1.1. Circadiane Rhythmen

Als circadianer Rhythmus wird eine selbsterregte Schwingung bezeichnet, die unter natürlichen Bedingungen durch periodische Umweltfaktoren genau mit dem 24-Stunden-Rhythmus synchronisiert ist (Aschoff, 1957; Bruce, 1960; Harker, 1964;).

Eine starke synchronisierende Wirkung hat dabei der "hell-dunkel" Wechsel. Bei tagaktiven Tieren scheint dabei das Anschalten des Lichtes entscheidender zu sein für die Wiederherstellung des Rhythmus als das Ausschalten; Umgekehrtes gilt für nachtaktive Tiere (De Coursey, 1961). Außerdem scheint der Aktivitätsbeginn bezogen auf den Sonnenaufgang konstanter zu sein als das Aktivitätsende bezogen auf den Sonnenuntergang.

Circadiane Rhythmen, die in Abhängigkeit von hell/dunkel bzw. wachem und schlafendem Zustand stehen, spiegeln sich nicht nur im Verhalten, sondern auch in den meisten Organfunktionen und Blutbestandteilen wieder. So unterliegt die Gerinnungsfähigkeit des Blutes circadianen Schwankungen bis zu 50 %, die Konzentration der Gammaglobuline bis zu 28 % (Scheving, 1968).

Die synchronisierende Wirkung des Lichtes zeigte Halberg (Halberg et al. 1959) im folgenden Versuch. Er hielt Ratten in einem konstanten 12-Stunden-Licht, 12-Stunden-Dunkelheit (12L:12D) Zyklus und erzielte damit einen regelmäßigen Rhythmus der Nebennierenrindenhormone, der als Anhaltspunkt benutzt werden konnte, wie die Tiere auf verschiedene Reize, etwa Stress oder Medikamente, reagierten. Wurde das Lichtregime um einige Stunden verschoben, folgte der Nebennierenrhythmus der Tiere nach. Die Anpassung beanspruchte etwa 4 Tage, nach Schlafumkehrung dauerte sie, ähnlich wie beim Menschen, 9 Tage.

1.2. Circannuale Rhythmen

Die sich mit dem Wechsel der Jahreszeiten vollziehenden Veränderungen von Vegetation, Temperatur und Sonnenscheindauer geben den Rahmen für die jahresperiodische Rhythmik. Sie ist insbesondere im Hinblick auf ihre wichtige Rolle bei der Fortpflanzung von hoher Bedeutung. Denn um eine hohe Überlebensrate für die Jungen zu erreichen, sind die Umweltbedingungen, die während Geburt, Laktation und früher Entwicklung vorherrschen, entscheidend.

In den Tropen, wo das Klima im Laufe des Jahres wenig schwankt, sind viele Säugetiere ganzjährig fortpflanzungsfähig. Wo dagegen Regen- und Trockenzeiten abwechseln, sind die Fortpflanzungszeiten so festgelegt, daß die Jungen in einer nahrungsreichen Periode, gewöhnlich zu Ende der Regenzeit, geboren werden. In höheren Breiten ist die Paarung derart fixiert, daß die Jungen ihr Wachstum bis zum Winter weitgehend abgeschlossen haben. Unterschiedliche Tragzeiten müssen deshalb bei verschiedenen, im gleichen Gebiet lebenden Arten zu unterschiedlichen Paarungszeiten führen.

So liegt die Paarungszeit beim Reh im Hochsommer, beim Rothirsch im Herbst, bei Fuchs und Wildschwein mitten im Winter, bei Maulwurf und Murmeltier im Frühjahr. Geboren werden die Jungen all dieser Arten dagegen zwischen April und Juli.

1.3. Die Photoperiode

Die Verknüpfung von biologisch sinnvollen Tages- oder Jahreszeiten mit endogenen Rhythmen werden durch sogenannte "Zeitgeber" bewerkstelligt (Aschoff, 1954). Der wohl zuverlässigste und wichtigste ist die Photoperiode und ihre jahreszeitlichen Änderungen (Farner, 1961; Bünning, 1973; Hoffmann, 1974).

Bei vielen Säugetieren konnte gezeigt werden, daß die Photoperiode die Paarungszeit regulieren kann und als Synchronisator fungiert. Auch kann der photoperiodische Effekt entgegengerichtet sein, abhängig davon wann die sexuelle Aktivität stattfindet.

So induziert bei Frettchen und Hamster, die sich im Frühjahr paaren, eine kurze Photoperiode Keimdrüsenregression und eine lange die Wiederherstellung der Gonaden (Reiter 1972, Hoffmann 1975). Der gegenteilige Effekt erscheint bei Tieren die sich im Herbst oder Winter paaren, wie z.B. Schaf oder Hirsch. Neben der Fortpflanzung werden auch andere Funktionen, die sich mit der Jahreszeit ändern, durch die Photoperiode gesteuert; z.B. der Geweihabwurf der Hirsche oder der Fellwechsel vieler Spezies (Goss et al. 1974).

Diese in der Natur beobachteten Rhythmen können durch künstliche Veränderungen der Tages- oder Jahreszeitlänge beeinflusst werden, wie es Goss et al. an den oben erwähnten Hirschen in einem Versuch zeigten, die durch verkürzte Jahre in Abständen von nur 4 Kalendermonaten zum Geweihabwurf gebracht wurden.



Neuronale Übertragung des Signals

Die Information über die Tageslänge erreicht von der Retina aus, auf nervösem Weg, über den Nucleus suprachiasmaticus, das Ganglion supracervicale und wird im Pinealorgan in hormonelle Information umgesetzt (Kappers, 1976; Moore, 1978); (siehe Abb. 1).

Das am besten untersuchte Epiphysenhormon, das an der Übersetzung der photoperiodischen Information beteiligt ist, ist das Indolderivat Melatonin.

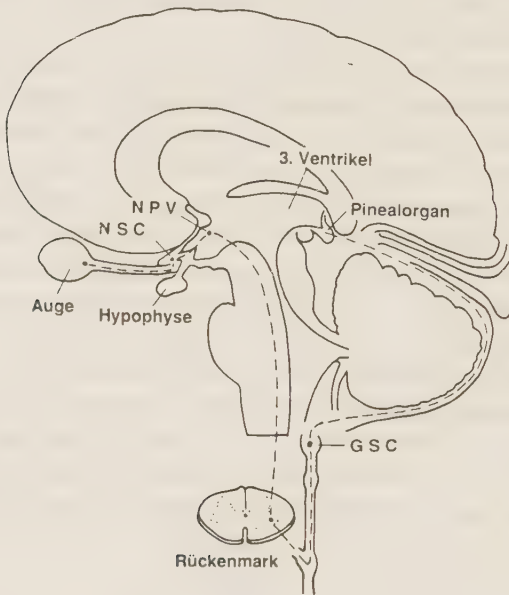


Abb. 1: Schematische Darstellung der Signalübermittlung von Licht auf das Pinealorgan:
Abkürzungen: NSC = Nucleus suprachiasmaticus
NPV = Nucleus paraventricularis
GSC = Ganglion supracervicale

(nach Tamarkin et al. 1985)

Viele Forschungsergebnisse deuten darauf hin, daß das Pinealorgan bei mannigfachen endokrinen Steuerungsvorgängen, die von der Photoperiode beeinflußt werden, beteiligt ist. Exstirpiert man beim Hamster die Zirbeldrüse oder unterbricht die Stationen, die von den Augen zur Zirbeldrüse führen, unterbleibt die bei dieser Tierart eintretende Schrumpfung der Hoden unter Kurztagbedingungen. Die Auswirkungen der Pinealektomie erstrecken sich aber nicht nur auf die Gonadenfunktion, sondern auf alle von der Photoperiode beeinflussten Funktionen, wie z.B. auf die Fellfärbung des Dyungarischen Hamsters, die normalerweise auch bei kastrierten Hamstern erfolgt, also von den Keimdrüsen unabhängig ist (Hoffmann 1979, 1981a, 1981b,). Auch die exogene Zufuhr des Zirbeldrüsenhormons Melatonin vermag in vielen Fällen die Wirkung von kurzen Photoperioden zu imitieren. Beim Dyungarischen Hamster verzögert Melatonin die Umfärbung ins Sommerfell (Hoffmann, 1973), bei Nerzen den vorzeitigen Wechsel ins Winterfell (Allain u. Rougeot, 1980). Jedoch wurden, sogar bei denselben Tierarten, entgegengesetzte Effekte gefunden (Hoffmann, 1974; Reiter u. Vaughan 1975; Turek et al. 1979). Die exogene Applikation von Melatonin während unterschiedlicher Photoperioden bei Schneehasen führte zu der Annahme, daß Melatonin nicht direkt anti- oder progonadotroph wirkt, sondern bei der Regelung des zeitlichen Ablaufs vermehrungsphysiologischer Prozesse wesentlich mitwirkt (Küderling, 1980).

1.4. Chemische Signale

Die Einflüsse von solchen abiotischen Faktoren werden stark durch biotische Faktoren moduliert und modifiziert und stehen miteinander in engen Wechselbeziehungen. Optische, akustische, taktile und vor allem auch olfaktorische Signale regeln im wesentlichen alle entscheidenden sozialen Belange der Säugetiere. So verrät ein optisches Signal, wie z.B. ein gesträubtes Fell, nicht nur den Artgenossen einen deutlich erhöhten Erregungszustand.

Ein Faktor, der in letzter Zeit immer mehr in den Blickpunkt der Verhaltensforschung tritt, sind Einflüsse auf der olfaktorischen Ebene. Chemische Signale können z.B. im Schweiß, Urin oder Faeces enthalten sein (Müller-Schwarze und Mozell 1977). Bei fast allen landlebenden Säugetieren lassen sich spezialisierte Duftdrüsen finden, deren Sekrete in vielfältiger Weise auf Artgenossen oder Objekte übertragen werden und zumeist der innerartlichen Kommunikation dienen. So gibt es u.a. Präorbital-, Tarsal- und Interdigitaldrüsen bei verschiedenen Nagetieren und Halbaffen und natürlich Drüsen im Analbereich, deren Sekrete bei sehr vielen Arten zusammen mit Kot und Harn zum Markieren der Umgebung eingesetzt werden (Schaffer, 1940; Mykytowycz, 1972). Das Markierverhalten steht bei den meisten Säugetieren in einem engen Zusammenhang mit Sexualhormonen. Es beginnt mit Eintritt der Geschlechtsreife und kann bei adulten Tieren durch Kastration reduziert werden. Durch exogene Zufuhr von Testosteron beim Männchen bzw. Östrogenen beim Weibchen, wird das Markierverhalten solcher kastrierten Tiere wieder stimuliert, wobei eine deutliche Dosis-Wirkung Beziehung erkennbar ist (Probst, 1984; Hudson, et al. 1987). Obwohl bei Wildtieren zahlreiche Beobachtungen zur Markiertätigkeit, das heißt zum Verhalten des Senders, vorliegen, ließ sich bisher nur in wenigen Fällen der Informationsgehalt der Duftmarken aus dem Verhalten der Empfänger erschließen.

So wird von Schwarzwedelhirschen berichtet, daß sie in angstausslösenden Situationen Duftspuren mit den Metatarsaldrüsen ihrer Hufe hinterlassen, die andere Hirsche vor diesem Ort warnen (Müller-Schwarze, 1971).

Pheromone

Solche chemischen Botenstoffe, die innerhalb einer Art wirken, werden nach Karlson u. Lüscher (1959) heute "Pheromone" genannt.

Zur Unterscheidung wurde die Art der von ihnen ausgelösten Effekte herangezogen. Manche Pheromone können direkt ein

bestimmtes Verhalten auslösen; aufgrund ihrer unmittelbaren Wirkung werden sie als "Releaserpheromone" (Wilson u. Bossert 1963) bezeichnet, während Bronson (1968) den Begriff Signalpheromon vorschlägt. Andere Pheromone lösen eine Serie von endokrinen Folgereaktionen aus; sie werden als "Primerpheromone" bezeichnet (Wilson u. Bossert, 1963).

Primerpheromone

Für die Wirkung von Primerpheromonen innerhalb der Fortpflanzung dürfte die Maus beispielhaft sein. So erreichen weibliche Mäuse unter dem Einfluß von Pheromonen erwachsener Männchen im Vergleich zu Kontrolltieren die Pubertät früher. Die Anwesenheit von Männchen während der körperlichen Entwicklung führte nicht nur zu einem frühzeitigen Öffnen der Vagina; darüber hinaus wurde der erste Östrus im Alter von 37 statt 57 Tagen beobachtet (Vandenberg 1967). Während die Pubertätsbeschleunigung nicht durch visuelle, taktile und akustische Signale bewirkt werden kann, sind der Geruch von Streumaterial aus dem Käfig von Männchen (Vandenberg 1969) oder auch allein der Geruch von männlichem Urin wirksam (Cowley u. Wise 1972).

Die gegenseitige Beeinflussung des Zyklus weiblicher Mäuse verdeutlicht ein Experiment mit isolierter Haltung ohne Anwesenheit von Männchen. In Gruppen von jeweils vier gleichzeitig gehaltenen Weibchen wurde bei 25 % der Tiere eine spontane Scheinträchtigkeit beobachtet (Lee u. Boot 1955, 1956).

Der Effekt, nach den Entdeckern als "Lee-Boot-Effekt" bezeichnet, ist auf Pheromone zurückzuführen, die von den Weibchen selbst gebildet werden. Er tritt nicht auf, wenn das Geruchsvermögen der Tiere blockiert wurde (Whitten u. Bronson 1970). Eine Erhöhung der Tierzahl auf 30 Weibchen in der Gruppe ergibt eine hochgradige Unregelmäßigkeit des Zyklus, wobei bei den meisten Weibchen sogar eine anhaltende anöstrische Periode auftritt (Whitten 1959; Pennycuik 1972). Ähnliche Effekte bei Haustieren, die zur Erklärung von Zyklusstörungen in intensiv gehaltenen Herden von großem Interesse wären, werden bisher rein spekulativ diskutiert

(Oettel 1975). Wird im Zyklus blockierten Mäusen ein Männchen zugesetzt, kommt es nicht nur zur Normalisierung der Zyklusfunktion, sondern sogar zur Synchronisation (Whitten 1956, 1958). Der Einfluß von männlichen Pheromonen bei Mäusen geht sogar so weit, daß es bei Weibchen zu einer Unterbrechung der Gravidität kommen kann, wenn ein fremdes Männchen vor der Implantation zugesetzt wird. In dem nach 3-4 Tagen auftretenden Östrus schließt sich die Paarung mit dem neuen Männchen an (Bruce, 1959, 1960). Dieser "Bruce-Effekt" kann sogar durch den Urin der Männchen allein ausgelöst werden (Dominic 1965).

Speziell bei Spezies mit saisonalem Fortpflanzungsgeschehen scheinen Pheromone des Männchens Einflüsse auf den weiblichen Zyklus zu haben. Zehn Tage, nachdem ein Bock einer Herde weiblicher Angoraziegen zugesetzt wurde, war eine deutliche Erhöhung der latenten saisonalen Paarungsbereitschaft zum Verhaltensöstrus festzustellen. Die anschließenden Autopsien ergaben, daß 17 von 19 Geißen innerhalb der vorangegangenen 24 Stunden ovuliert hatten. Kontrolltiere ohne Bock zeigten, ein Tier ausgenommen, nur Follikel, aber keine Ovulationsstellen (Shelton 1960). Die kurze Anwesenheit eines Ziegenbockes genügte, um bei Ziegen die Hypophyse zur verstärkten Ausschüttung von luteinisierendem Hormon zu veranlassen (Dehnhard et al. 1988).

Ähnliche Versuche wurden auch beim Schaf durchgeführt. Auch hier wird durch Zuführen des Bockes in die Herde oder auch nur die Vermittlung des typischen Bockgeruchs die saisonal latente Zyklusbereitschaft über eine veränderte Freisetzung des luteinisierenden Hormons ausgelöst, so daß drei Wochen später eine hochgradige Synchronisation des Östrus zu beobachten ist (Keane u. Crowley 1968; Lindsay et al. 1975; Martin et al. 1980)

Releaserpheromone

Diese Gruppe der Pheromone veranlaßt eine direkte Reaktion im Sinne eines bestimmten Verhaltensmusters. Sie wirken hauptsächlich als Sexuallockstoffe und Alarmpheromone,

dienen der Territorialmarkierung und Individualerkennung sowie in der Beziehung zwischen Muttertier und Jungem. Auch hier gibt es wiederum zahlreiche Beispiele unter den Nagetieren. So produziert die weibliche Ratte nur während des Östrus Duftstoffe, durch die die Männchen über beträchtliche Entfernungen angelockt werden (Orsulak u. Gawienowski, 1972). Nur geschlechtsreife Männchen, die unter der Wirkung von Hodenandrogenen stehen, reagieren auf die Lockspuren (Carr et al. 1965; 1966; 1970).

Weit verbreitet sind "Releaser" jedoch auch bei Haustieren. Es ist bekannt, daß Suchböcke durch den Geruchssinn östrische Schafe in der Herde finden (Lindsay 1965). Rüden werden durch Duftsignale der läufigen Hündin angelockt (Manno et al. 1981; Scott u. Fuller 1965). Auch die Stute stimuliert den Hengst mit Sexuallockstoffen, die vermutlich im Harn enthalten sind (Wierzbowski 1959).

Die Ausscheidung östrusanzeigender Pheromone bei der Kuh ist zeitlich so definiert dem Ovulationszeitpunkt zugeordnet, daß auf den Geruch trainierte Hunde in der Lage sind, den optimalen Zeitpunkt für die künstliche Besamung zu ermitteln (Kiddy u. Michell 1981). Sehr genau wurde das "Eberpheromon" untersucht. So löst der typische Geruch des Ebers bei der paarungsbereiten Sau zunächst die Annäherung und schließlich eine für den Deckakt notwendige Duldungsstarre aus. Das auslösende Pheromon wurde als 5α -Androst-16-en-3-on identifiziert und wird vom Eber, der den Östrus der Sau ebenfalls am Geruch kennt, durch heftige Speichelbildung freigesetzt (Claus, 1979; Claus und Karlson, 1983). Dieses Pheromon kann mittlerweile industriell synthetisiert werden und steht als "Doseneber" zur Erleichterung der künstlichen Besamung zur Verfügung. Interessant in diesem Zusammenhang ist, daß im Trüffel eine erhebliche Menge des Steroides (5α -Androst-16-en-3-ol) enthalten ist. Selbst im Urin des Mannes ist dieses nach Moschus riechende Steroid zu finden (Brooksbank u. Haslewood 1950; Brooksbank u. Gower 1970).

Auch bei der Aufzucht des Nachwuchses hat der Geruchssinn eine wichtige Stellung für beide, Mutter und Junges. Sozial lebende Säugetiere müssen ihre Jungen von fremden unter-

scheiden können, um sie zu säugen und vor Gefahren zu schützen. Von Schafen, Ziegen, aber auch Schweinen ist bekannt, daß die Mütter unmittelbar nach der Geburt auf den Geruch ihrer Jungen geprägt werden und bereits nach wenigen Stunden fremde Jungen zurückweisen (Signoret, 1976; Poindron und Le Neindre, 1980).

Ein als "Mutterschafts-Pheromon" bezeichneter Duftstoff lockt die Jungen von Ratten in die Nähe der Mutter und veranlaßt sie zum Saugen. Dieses Pheromon wird so lange produziert, bis die Nachkommenschaft aufgezogen ist (Leon u. Moltz 1971, 1972; Leidhal u. Moltz 1975). Auch beim Kaninchen konnte gezeigt werden, daß der Saugreflex durch ein Pheromon der Mutter ausgelöst wird (Schley 1976). Allgemein gilt, daß Jungtiere zwischen dem Geruch laktierender und nichtlaktierender Weibchen unterscheiden können (Halpin, 1986).

In Bezug auf die wichtige Funktion des Geruchssinns während der Ontogenese gibt es in den letzten Jahren besonders durch die Forschung amerikanischer Psychologen Hinweise. Die meisten Untersuchungen wurden an der Laborratte durchgeführt und zeigten, daß Jungtiere innerhalb weniger Tage eine Präferenz für den Geruch des Nestes, der Geschwister und der Mutter entwickeln (Alberts, 1981). Auch neugeborene Kätzchen, die noch blind sind, orientieren sich unter anderem am Geruch des eigenen Nestplatzes. Erst hier hören sie auf zu schreien und kommen zur Ruhe (Freeman und Rosenblatt, 1978).

Neuronale Verarbeitung

Für die Verarbeitung von Geruchssignalen stehen bei den meisten Säugetieren 2 Systeme besonders im Vordergrund (Abb. 2). Das olfaktorische Hauptsystem, mit dem Riechepithel der Nasenhöhle als Rezeptorfläche und das akzesorische System, mit dem Vomeronasalorgan als Träger des Sinnesepithels.

Das olfaktorische Hauptsystem

Das olfaktorische Epithel des Hauptsystems ist im wesentlichen aus drei Zelltypen aufgebaut, nämlich den Basalzellen, den Stützzellen und den Rezeptorzellen, deren Axone zum Nervus olfactorius zusammengefaßt in den Bulbus olfactorius im Vorderhirn laufen. Hier werden die Signale über die sekundären olfaktorischen Neurone, den Mitral- und Pinselzellen über den Tractus olfactorius zu den nachgeschalteten olfaktorischen Strukturen zugeführt. Zu diesen olfaktorischen Strukturen zählen u.a. der geschichtete anteriore olfaktorische Nucleus, der sich anschließende piriforme Kortex mit dem benachbarten Tuberculum olfactorium und weiter kaudal der anteriore kortikale Kern der Amygdala mit dem benachbarten entorhinalen Kortex. Im Gegensatz zu allen anderen Sinnesmodalitäten, die über thalamische Kerne in spezifische Regionen der Großhirnrinde projizieren, erreicht die Geruchsinformation schon mit dem zweiten Neuron der Riechbahn kortikale Strukturen (Castelluci, 1986). Hier geht auch die topologische Ordnung der primären Projektionen verloren, da sich die Axone der Mitral- und Pinselzellen geflechtartig mit Kollateralen über den gesamten olfaktorischen Kortex ausbreiten. Bei allen Lernvorgängen und insbesondere der Bewertung des motivationalen Zustandes spielt die Amygdala eine zentrale Rolle, da sie Informationen aus weiten Teilen des Großhirns sammelt und limbischen Strukturen, insbesondere dem Hypothalamus zuführt (de Olmos et al., 1985). Letzteres erklärt, weshalb Geruchssignale auch einen direkten Einfluß auf das endokrine System nehmen können (Macrides 1976; Breipohl, 1982).

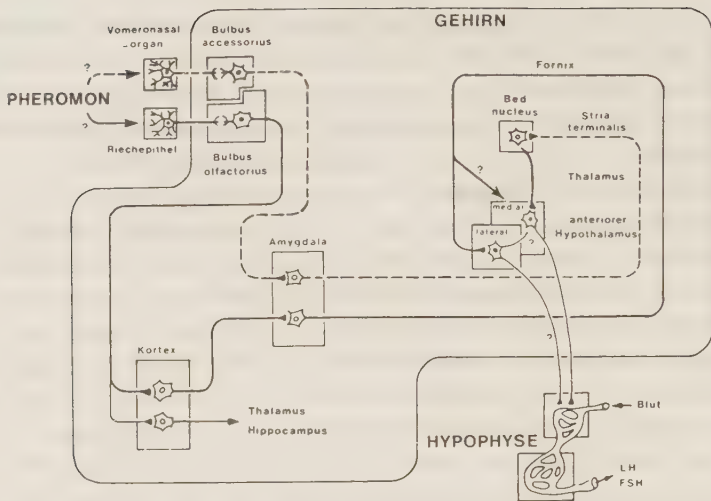


Abb. 2: Schematische Darstellung der olfaktorischen Signalverarbeitung:

(nach Martin et al. 1980)

Das akzessorische System

Wie schon erwähnt, ist hier das Vomeronasalorgan Träger des Sinnesepithels. Auch als "Jacobson'sches Organ" bezeichnet, befindet es sich als paariges, mit Schleimhaut ausgekleidetes, einseitig geschlossenes Rohr am Nasenboden direkt neben dem Septum nasi. Es steht rostral durch den Ductus incisivus mit der Mund- und Nasenhöhle in Verbindung (Nickel, et al. 1975).

Man vermutet, daß das sogenannte Flehmen mit diesem Organ in Beziehung steht. Dabei wird mit zurückgezogenen Lippen scheinbar Witterung genommen und olfaktorisch geprüft, wobei die Nase aber geschlossen und der Atem angehalten wird. Duftstoffe könnten auf diese Weise in das Vomeronasalorgan gelangen. Flehmen wird vor allem bei Huftieren regelmäßig beim Paarungszeremoniell beobachtet.

Vor etwas mehr als 15 Jahren wurden bei Kaninchen in einer anatomischen Studie (Winans und Scalia, 1970) gezeigt, daß das akzessorische olfaktorische System vom Hauptsystem vollständig getrennt ist. Da dieses System im Gegensatz zum Hauptsystem keinen Eingang zum olfaktorischen Kortex besitzt und vom Bulbus accessorius über die Amygdala direkt auf den Hypothalamus wirken kann, nahm man an, daß es für die Verarbeitung von angeborenen, pheromonartigen Geruchsignalen von besonderer Bedeutung sein dürfte (Scalia und Winans, 1976; Keverne, 1979). Diese bis heute gültige Hypothese (Halpern, 1987) wird durch zahlreiche Ausschaltungssexperimente an Säugetieren, aber auch an Amphibien und Reptilien gestützt (Powers und Winans, 1975; Keverne, 1979; Wysocki, 1979, Halpern, 1983; Halpern und Kubie, 1984; Meredith, 1986). Darüber hinaus gibt es aber auch Hinweise, daß das akzessorische System für das Lernen von Geruchstoffen mit Signalcharakter eine Rolle spielt, wie sich durch Entfernung des Vomeronasalorgans von unerfahrenen Tieren zeigen läßt (Wysocki et al., 1982 ; Meredith, 1983; Halpern und Kubie, 1984).

1.5. Das Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*)

Das Kaninchen stellt das klassische Versuchstier schlechthin dar. Dank seiner opportunistischen Lebensweise konnte es sich über weite Teile der ganzen Welt verbreiten. Immer wieder stellt diese Tierart seine enorme Anpassungsfähigkeit unter Beweis und gilt in manchen Gebieten der Erde als ausgesprochener Schädling der Landwirtschaft, selbst wenn es ursprünglich nicht in diesen Gebieten heimisch war, wie beispielsweise in Australien.

Andererseits gewinnt es als billiger Fleischlieferant in den Ländern der dritten Welt zunehmend an Bedeutung. Somit wurden viele Forschungen unternommen, was die Lebensweise und Fortpflanzung dieser Tiere betrifft, wobei oftmals einer der beiden konträren Gesichtspunkte, Schädling bzw. Fleischquelle, den Anlaß gab.

Zur Fortpflanzung

Da es sich beim Kaninchen, wie schon erwähnt, um eine sehr anpassungsfähige Spezies handelt, sind die wichtigsten Faktoren zur erfolgreichen Zucht weltweit nicht als starre Schemen sichtbar und werden hauptsächlich von Temperatur, Vorhandensein einer frischen, grünen Vegetation und der Jahreszeit bestimmt (Flux, 1965).

Der männliche Geschlechtsapparat unterliegt bei Lagomorphen, im Hinblick auf Hodengewicht, Spermatogenese und Gewicht der akzessorischen Geschlechtsdrüsen, jahreszeitlichen Schwankungen (Anderson et al., 1979; I. Küderling, 1980; Dahlbäck, 1981;). Das Ejakulatvolumen, sowie die Spermienkonzentration von Wildkaninchenrammlern in Mitteleuropa, ist im Frühjahr am höchsten (Frölich 1948) und am niedrigsten im Juli (Brambell, 1944). Damit verknüpft ist eine Veränderung der Hoden mit 60 % Größenabnahme im Juli und leichter Wiederzunahme im August (Hiroe and Tomizua, 1955). Spermienproduktion und Hodengewicht nehmen deutlich ab, wenn die Tageslichtlänge von 8 oder 12 auf 16 Stunden zunimmt (Walter et al., 1968).

In höheren Breiten zeigt ebenfalls der Geschlechtsapparat der Häsin jahreszeitliche Schwankungen. So ist im Frühling eine Zunahme des Uterusgewichtes festzustellen (Borg et al. 1978). Die Aktivität der Ovarien ist in der zweiten Jahreshälfte erhöht und damit die Wurfgröße am Ende der Saison größer (Myers and Pool, 1961). Je dunklere Rottöne dabei das äußere Genitale annimmt, desto höher ist die Anzahl der Gelbkörper an den Ovarien (Rottmann und Bieniek, 1982). Die Ovulation wird durch den Deckakt induziert (Heape, 1905; Beyer and Mc Donald, 1973) und kann auch durch andere mechanische Reizungen, etwa durch Elektrostimulation der Vagina, ausgelöst werden (Carlyle and Williams, 1961; Hafez, 1964).

Über die Existenz eines regelmäßigen Ovarialzyklus gehen die Meinungen z.T. weit auseinander. Viele vertreten die Ansicht, daß kein regelmäßiger östrischer Zyklus bei der

Häsin existiert (Hammond und Marschall, 1925, Galperin, 1937, Robson, 1947, Bullough, 1951) und daß die Dauer des Östrus von Umweltbedingungen wie etwa Temperatur und Nahrungsangebot abhängig ist. Man stellte andererseits eine durchschnittliche Lebensdauer der Ovarfollikel von 7 bis 10 Tagen fest (Shibata, 1931, Hill und White, 1933, Büttner und Wienert, 1935). Zum ersten Mal konnten 1944 Beweise für ein zyklisches Sexualverhalten erbracht werden (Brambell, 1944). Als der Blutöstrogenspiegel in Verbindung mit zytologischen Veränderungen im Scheidenabstrich untersucht wurde, fand man einen 4-6-Tageszyklus (Hamilton, 1949, 1951). Ergebnisse von Vaginalschleimhautabstrichen, deuten jedoch auf einen Zyklus von 15 Tagen hin (Templeton und Kellogg, 1959, Imai, 1960), während eine regelmäßige Verhaltenserscheinung bei Wildkaninchen Anhaltspunkte für einen 7- Tageszyklus gibt. Weibchen werden in diesen Abständen für Männchen attraktiv. Beim Stallkaninchen stellten dieselben Autoren für diesen Parameter einen 4-6-Tageszyklus fest. Sie kamen zum Ergebnis, daß der Stimulus zur Paarung von einem Duft der Häsin ausgeht (Myers and Poole, 1962).

Zur olfaktorischen Kommunikation

Geruchsmerkmale dürften wohl das wichtigste Mittel sein, mit dem sich Kaninchen in ihrer Umwelt mitteilen. Schon allein die Tatsache, daß Kaninchen hauptsächlich nachts und während der Dämmerung aktiv sind, tagsüber aber in dunklen Bauten unter der Erde leben, daß sie außer einem Angstschrei kaum eine Möglichkeit der Lautäußerung besitzen, macht deutlich, daß ihr Sozialleben vor allem durch subtile Geruchssignale reguliert wird (Mykytowycz und Rowley, 1958, 1970). Hierfür besitzen sie spezielle Hautdrüsen unter dem Kinn und im Inguinal- und Analbereich (Lyne et al., 1964, Kühnel und Wrobel 1967, Kühnel, 1971, Wales und Eblig, 1971), die sie ebenso wie Harn und Kot zur Markierung des Baus bzw. ihres Territoriums einsetzen. Kaninchen beider Geschlechter zeigen ein sehr auffälliges Markierverhalten, indem sie ihre Kinn-drüse (Abb. 3) an hervorstehenden Objekten reiben, um Duft-

marken zu hinterlassen (Mykytowycz und Gamble, 1969; Black-Cleworth und Verbene, 1975; Mykytowycz et al., 1976; Bell, 1985; Mykytowycz, 1986).

Man vermutet, daß sie in der Lage sind, aus solchen Duftmarken nicht nur das Geschlecht und die Paarungsbereitschaft anderer Kaninchen zu unterscheiden, sondern auch das Alter, den Rang und sogar einzelne Individuen zu erkennen (Mykytowycz, 1968, 1972, 1979; Goodrich und Mykytowycz, 1972; Schalken, 1976; Hesterman et al., 1982 a,b, 1984; Bell, 1980, 1985;).

Die Kinnmarkieraktivität scheint bei der Häsin stark vom jeweiligen Reproduktionszustand abzuhängen; so ist sie hoch während des Östrus, sinkt nach erfolgreicher Begattung ab bis auf ein Minimum zur Zeit der Geburt und steigt danach steil an, wobei wieder der Östrus in Erscheinung tritt. Die Ramm-ler ihrerseits reagieren bei Anwesenheit von Häsinnen, dem Reproduktionszustand entsprechend, mit höherer oder niedrigerer Kinnmarkieraktivität. Alle diese Ergebnisse wurden von Tieren unter konstantem Lichtregime (12L:12D) und unter Sichtkontakt der Testtiere zu den Stimulustieren in einer "Testarena" jeweils für 5 Minuten pro Tier ermittelt (Soares und Diamond, 1982).

Auch Dominanz gegenüber anderen Gruppenmitgliedern vermag die Kinnmarkieraktivität zu erhöhen und die von rangniedrigeren Tieren zu vermindern, wenn der Uringeruch des dominanten Tieres bemerkt wird. Bekannte, bereits markierte Objekte werden öfter markiert als neue, noch unmarkierte. Ebenfalls erhöht die Anwesenheit von Kaninchenkot dieses Verhalten (Black-Cleworth und Verberne, 1975).



Abb. 3: **Kinnunterseite eines adulten Rammers:**
 Deutlich zu sehen ist ein V-förmiges Feld, in dem das austretende Kinndrüsensekret zu einer Verklebung der Haare führt.

Auch bei der Aufzucht der Jungen kommt dem Geruchssinn eine besondere Bedeutung zu. Kaninchenjunge kommen, anders als Feldhasen, nackt und mit verschlossenen Augen und Ohren auf die Welt. Erst am 7. Lebenstag beginnen sie auf auditorische Reize zu reagieren (Gottlieb, 1971). Die Mutter befaßt sich mit ihrem Nachwuchs nur einmal pro Tag und auch dann nur für wenige Minuten (Niethammer, 1937; Deutsch, 1957). Selbst Labortiere, die einen engen Stall mit den Jungen teilen müssen, sind nur einmal am Tag bereit, diese für wenige Minuten zu säugen, was aber für die Entwicklung der Jungen völlig ausreicht (Zarrow et al., 1965, Hudson und Distel, 1983).

Trotz des strengen Säugeregimes wachsen Jungkaninchen überraschend schnell. Neugeborene Tiere unserer mittelgroßen Rasse wiegen ca.45-55 g. Sie können während des 2-3-minütigen Säugens bis zu einem Drittel ihres Körpergewichts an

Milch aufnehmen (Lincoln, 1974) und erreichen innerhalb von 2 Wochen das 4-5fache ihres Geburtsgewichts (Venge, 1963, Zarrow et al, 1965, Schley, 1976). Diese hohe Sicherheit der Milchaufnahme erreichen die Jungen nur, weil sie durch einen Duftstoff, der von der Bauchhaut der Mutter ausgeht und insbesondere in der Nähe der Zitzen konzentriert ist, geleitet werden. Dieses angeborene spezielle "Zitzensuchverhalten", das durch diesen Duftstoff ausgelöst wird, ermöglicht ein schnelles und zielgerichtetes Auffinden der Zitzen (Hudson and Distel, 1983).

Das Zitzensuchpheromon wird von allen adulten Häsinnen produziert, doch ist sein Vorhandensein vom Fortpflanzungszustand der Tiere abhängig und kann durch Hormongaben beeinflusst werden (Hudson and Distel, 1984). Nichtreproduzierende Häsinnen, die unter natürlichen Lichtbedingungen gehalten werden, zeigen einen jahreszeitlichen Zyklus der Pheromonproduktion. Im Winter reagieren Jungtiere auf diese Häsinnen sehr selten mit Suchverhalten; im Frühjahr dagegen steigt die Häufigkeit, mit der sie Zitzen finden und erreicht zur Zeit der Sommerwende ihren Höhepunkt. Aber auch hier finden die Jungen durchschnittlich nur bei etwa 75 % der Häsinnen Zitzen, da nicht alle Weibchen zur gleichen Zeit Pheromon produzieren. Während des Sommers sinkt dieser Prozentsatz, bis es im Herbst nur noch vereinzelt Tiere gibt, auf denen gesucht wird. Werden die Lichtbedingungen künstlich vorgegeben, so passen sich die Tiere innerhalb 1-2 Wochen an.

Trotz der kürzeren Tageslänge können jedoch Häsinnen, die im Winter werfen, ihre Jungen aufziehen, d.h., daß sie auch unter diesen Bedingungen Pheromon produzieren können. Ein Vergleich von Weibchen in der Zucht zeigte, daß die Pheromonproduktion während der Trächtigkeit kontinuierlich zunimmt, kurz vor der Geburt einen Höhepunkt erreicht und dann, nach etwa einer Woche, allmählich wieder abnimmt (Hudson and Distel, 1984).

1.5. Ziel dieser Arbeit

Bis heute gibt es wenige Arbeiten, die unter standardisierten Versuchsbedingungen den Einfluß der Photoperiode und olfaktorischer Signale an Kaninchen untersucht haben. Das Ziel dieser Arbeit ist daher, zu erkennen, inwieweit bestimmte physiologische Zustände und Verhaltensmuster, die für die Fortpflanzungsaktivität weiblicher Kaninchen charakteristisch sind, durch die Photoperiode und durch artspezifische Duftsignale beeinflusst werden können. Weiterhin wird überprüft, ob das akzessorische olfaktorische System an der Verarbeitung von solchen Duftsignalen beteiligt ist.

Sie besteht aus drei Hauptteilen:

1. Der Einfluß des für die Fortpflanzung wichtigsten Umweltreizes, der Photoperiode.
2. Der Einfluß von kaninchenspezifischen Duftstoffen, vor allem dem der Kinndrüse.
3. Die Rolle des akzessorischen Systems bei der Verarbeitung von Geruchssignalen bzw. Pheromonen.

2. Allgemeine Methoden

2.1. Versuchstiere

Die verwendeten Kaninchen kamen aus eigener Nachzucht, deren Stamm Chinchilla rezessiv braun (Chbb) von der Firma Thomae seit mehr als 20 Jahren für Versuchszwecke gezüchtet wird. Im Verlauf der Arbeit wurden 8 weibliche und 5 ovarioektomierte Kaninchen als Testtiere für Kinnmarkierverhalten, Pheromonemission und Adspektion des äußeren Genitales eingesetzt; im Verlauf der Arbeit zeigte sich, daß sich die kastrierten Tiere alle gleichsinnig verhielten, deshalb beschränkten sich die Aufzeichnungen im wesentlichen auf nur ein kastriertes Tier.

Die 8 weiblichen Tiere setzten sich aus 5 älteren, die schon mindestens zwei mal geworfen hatten und 3 jüngeren, jungfräulichen, 5 Monate alten Tieren zusammen. Als Spendertiere für Kinndrüsensekret und Urin, dienten 8 männliche und 8 weibliche Kaninchen, sowie ein kastrierter Rammler.

27 Würfe standen zur Bewertung der Pheromonemission zur Verfügung.

Die Zahl der Jungen schwankte zwischen 6 und 12 Tieren pro Wurf und wurde in der Regel auf 6-8 Tiere reduziert.

Die Versuchstiere wurden in 2 Ställen untergebracht, von denen der eine als Zuchtstall diente und mit 2 Rammlern und 23 Häsinnen belegt war. Im zweiten Stall befanden sich 28 Tiere, 10 weibliche, 12 männliche und 6 ovarioektomierte, unter ihnen auch die Testtiere.

Die in den Tierställen gemessenen Temperaturen betrugen 20 Grad Celsius $\pm$ 2 Grad. Die Tiere wurden in Einzelkäfigen aus Edelstahl gehalten (45x55x50 cm), die bis auf die Vorderseite vollständig umschlossen waren (Fa. Ruko, Niederlande). Für Zuchtzwecke wurden größere Käfige benutzt (45x70x50 cm), in die ein bis auf den Eingang allseits umschlossener PVC-Nestkasten (27x42x30 cm) gestellt wurde. Als Futter diente eine Standard- und Zuchtdiät für Kaninchen der Firma Altromin und gelegentlich wurde trockenes Brot und

Karotten zugefüttert.

Die Häsinnen wurden so gedeckt, daß in der Regel ein bis zwei Würfe zur Messung der Pheromonemission zur Verfügung standen. Da die Ovulation bei Kaninchen durch den Deckakt induziert wird und die Tragzeit der verwendeten Rasse genau 31 Tage beträgt, konnte der gewünschte Wurftermim vorherbestimmt werden. 4 Tage vor dem Termin wurde ein Nestkasten zusammen mit Heu zum Nestbau in den Wurfkäfig gestellt.

2.2. Testparameter

Kinnmarkieraktivität

Zur Messung der Kinnmarkieraktivität wurden die Testtiere einzeln für 10 Minuten in eine Testarena (Durchmesser 100 cm) gesetzt, die mit 3 Ziegelsteinen bestückt war (Abb. 4) und die Zahl der Markierbewegungen an ihnen notiert (Abb. 5). Es wurde darauf geachtet, daß die Messungen möglichst immer zur gleichen Tageszeit stattfanden (11-14 Uhr) und in mindestens einer Stunde Abstand vor dem Fütterungstermin beendet wurden.

Pheromonemission

Dafür wurden 3 bis 10 Tage alte Jungtiere als Biotest eingesetzt, indem sie von Hand für ca. 10 sec. an den Bauch der zu testenden Tiere gehalten wurden. Das Testtier wurde dazu mit dem Rücken auf die Oberschenkel des sitzenden Untersuchers gelegt und mit einer Hand an Ohren und Nackenfell fixiert (Abb. 6). Reagierten die Jungen mit Zitzensuchverhalten und Aufbeißen der Zitzen, so wurde das untersuchte Tier als pheromonpositiv registriert. In einer mit Zellstoff ausgepolsterten Pappschachtel wurden die Jungen dazu dem Nestkasten entnommen und nach dem Testdurchgang der Mutter zum Säugen zurückgelegt. Diese zeitweilige Trennung beeinträchtigte das Verhältnis zwischen Mutter und Jungem in keiner Weise.

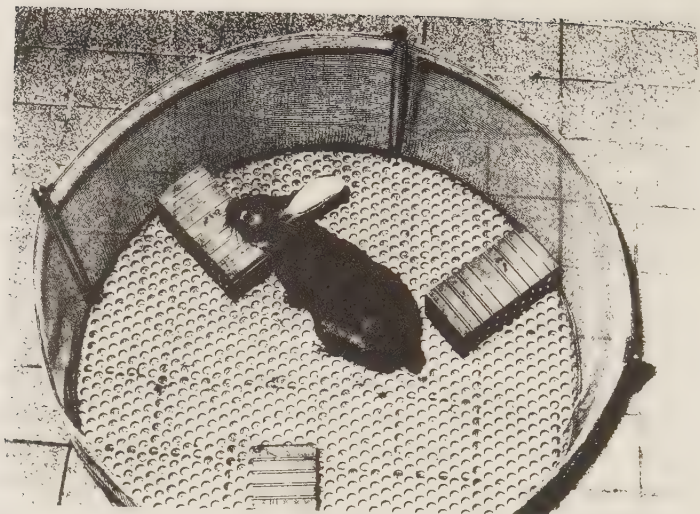


Abb. 4: **Testarena für Kinnmarkierverhalten.**
Gemessen wurde für die Dauer von 10 Minuten die Häufigkeit, mit der die Häsin die angebotenen Ziegelsteine markierte.

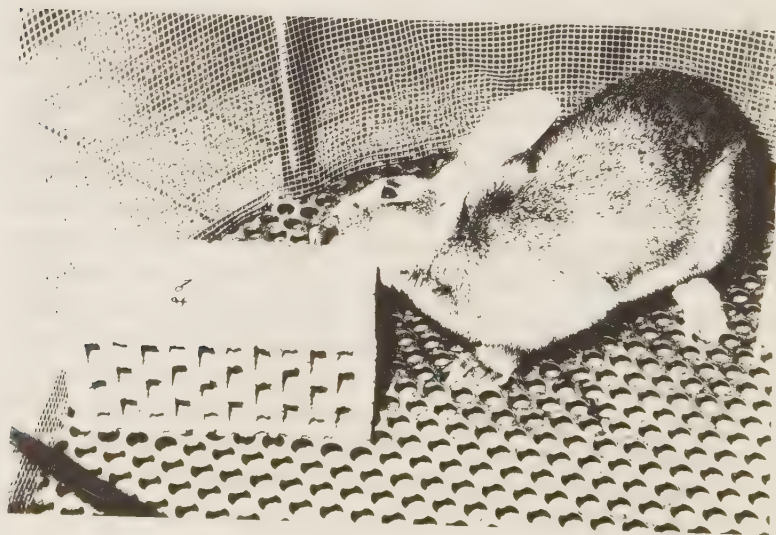


Abb. 5: **Markierendes Kaninchen in der Testarena.**
Eine Häsin reibt ihr Kinn an einen Ziegelstein und trägt dadurch das Kinndrüsekret auf.



Abb. 6: **Biotest für den Nachweis des Zitzensuchpheromons.**
 Jungtiere (3-10 Tage alt) wurden für maximal 10 s von Hand an den Bauch der Testtiere gehalten; reagierten sie mit Zitzensuchverhalten und Aufbeißen, so wurde die Häsin als pheromonpositiv registriert.

Adspektion des äußeren Genitales

Bei der Beurteilung des äußeren Genitales wurde zum einen Schwellung und Farbe der Vulva betrachtet, zum anderen Symmetrie der Labien und Ungleichmäßigkeiten bei der Farbverteilung.

Die Schwellung wurde in 5 Stufen eingeteilt, wobei eine Stufe ca. 3 mm der lateralen Ausdehnung beider Labien darstellt.

Der Vulvafärbung wurden 5 Rottönungen zugeordnet.

Tönung 1: Fahles Hellgrau mit Beige-violett

Tönung 2: Zartes Rosa

Tönung 3: Rosarot

Tönung 4: Kirschrot

Tönung 5: Dunkelrot, ins Violette gehend

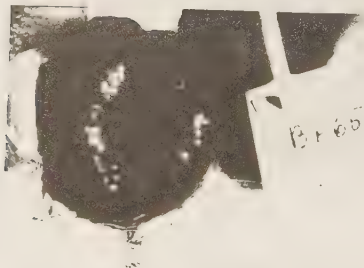
A



B



C



D



Abb. 7:

Adspektion des äußeren Genitales.

A und B: Aufnahmen der Vulva von einer Häsin unter LT (A) und KT (B) Verhältnissen. C: Ein typischer Stauungszustand der Vulva einer Häsin unter LT. D: Kastriertes Tier unter LT.

Mit im Bild befindet sich der Abstandhalter, auf dem Tiernummer, Datum und Maßstab (0,5 cm) angebracht sind.

Um eine möglichst objektive Dokumentation zu gewährleisten, wurden zusätzlich in regelmäßigen Abständen Dias (insgesamt ca. 250) angefertigt. Dazu diente eine Kamera der Marke Leika R-3 mit 70 mm Objektiv und einem Blitzgerät. Die Aufnahmen erfolgten nach standardisierten Kriterien (Abb. 7).
Farbfilm: Fujichrom 100 ASA

Blende: 11,5

Blitz: Maximale Einstellung über einen Reflektorschirm. Mit Hilfe eines Abstandhalters, der an der Kamera befestigt war, konnten einerseits Datum, Identitätsnummer und Maßstab registriert und andererseits auch die Scharfeinstellung geregelt werden.

Ähnlich wie bei der Messung der Pheromonemission wurden die Tiere von einer Person fixiert und die Genitalregion vor die Kamera gehalten. Eine zweite Person betätigte nun einen Fernauslöser.

Blutöstrogenbestimmungen

Um eine Aussage über den endokrinologischen Status der Tiere zu machen, wurde Blut aus der Ohrarterie entnommen.

Die Proben wurden bei +4 Grad Celsius und 2500 U/min 15 Minuten zentrifugiert und das Serum abpipettiert. Die Aufbewahrung geschah in Eppendorfküvetten (1,5 ml), die nach Kennzeichnung bei -35 Grad Celsius gelagert wurden. Im Verlaufe der Arbeit konnten 5 Serien à 4-8 Tieren mit jeweils 1-3 Proben pro Tier zur Analyse in ein endokrinologisches Labor der TU München in Weißenstephan gebracht werden. Die Untersuchung erstreckte sich auf 17- β -Östradiol und wurde unter der Leitung von Dr. E. Schallenberger (verwendetes Assay in: Schallenberger, et al. 1985) durchgeführt.

2.3. Operative Methoden

Kastration (Häsin)

Die Narkose deckte eine Kombination von Ketamin und Xylazin ab, welche subkutan injiziert wurde (Ketamin 40 mg/kg KGW; Xylazin 5 mg/kg KGW). Der Zugang zur Bauchhöhle wurde von

der Medianlinie des Bauches aus gewählt. Dazu wurde das Operationsfeld rasiert, gründlich mit Alkohol gereinigt und desinfiziert und das Tier in Rückenlage fixiert.

Der Hautschnitt erfolgte mit dem Skalpell, von den kaudalen Zitzen bis ca. 1 cm über den Nabel, geradlinig in der Medianen.

Nach Durchtrennung der Bauchmuskelschicht in der Linea alba konnte das Peritonäum mit der Pinzette hervorgeholt und mit der Knieschere geöffnet werden. Die Ovarien wurden, nach Ligatur ihrer Blutversorgung mit resorbierbaren Nahtmaterial, in toto abgesetzt, wobei große Acht darauf gelegt wurde, die Ovarien nicht zu beschädigen um Regenerate auszu-schließen.

Die nachfolgende Wundnaht wurde mit resorbierbarem Nahtmaterial der Stärke 3 Metric als Achternaht durchgeführt und die Fäden am 8. Tag post operationem entfernt.

Kastration (Rammler)

Am narkotisierten Rammler (wie oben) wurde nach Desinfektion das Skrotum mit dem Skalpell aufgeschnitten und die Hoden nach außen verlagert. Die nachfolgende Kastration erfolgte unbedeckt. Danach wurden Samenleiter und Blutgefäße miteinander verknötet.

3. Photoperiodische Einflüsse

Der Zweck dieses Versuches war, festzustellen, ob das Kinnmarkierverhalten und die übrigen Testparameter, durch die Änderung der Photoperiode beeinflusst werden können und inwieweit eine Korrelation untereinander besteht. Als eine Art Vorversuch wurde ermittelt, ob tageszeitliche Unterschiede in den gewählten Testparametern zu erkennen sind, um eine höhere Präzision bei der Datenerhebung zu erreichen. Blutproben wurden nur als flankierende Maßnahmen genommen, um eine gewisse grobe Überwachung des endokrinologischen Status abzusichern (Tabelle A, Seite 39).

3.1. Versuchsaufbau

Der gesamte Versuch setzte sich aus 113 Meßtagen mit folgenden Abschnitten zusammen: 30 Tage Langtag (16L:8D), anschließend 35 Tage Kurztag (8L:16D). Danach folgte eine Unterbrechung durch die Duftversuchsreihe unter Kurztag (siehe Kap. 4). Einer vorgeschobenen Anschlußphase über 9 Tage unter Kurztag folgte ein letzter Teil mit Langtag und 39 Tagen Umfang.



Der Stall der Versuchstiere war mit Leuchtstoffröhren ausgestattet, die durch einen automatischen Zeitschalter je 8 bzw. 16 Stunden eingeschaltet waren. Die Umstellung von LT auf KT bzw. umgekehrt erfolgte ohne Übergangsphase. Um festzustellen, ob tageszeitliche Schwankungen bei den gewählten Testparametern auftraten, wurden zunächst während der Messungen unter 16L:8D an 15 aufeinander folgenden Tagen die Daten für Kinnmarkieraktivität und Pheromonemission zwei mal täglich erhoben. Die Vormittagsmessung fand zwischen

8.00-10.00 Uhr, die Nachmittagsmessung um 14.00-16.00 Uhr statt. Der Zeitpunkt der Fütterung wurde für diese Versuchsperiode exakt auf 11.00 Uhr festgelegt.

3.2. Einfluß von Tageszeit

Die Messungen der Kinnmarkieraktivität zeigten eine sehr konstante Differenz zwischen den Werten von Vormittag und Nachmittag. So lagen die Nachmittagswerte im Durchschnitt 10-15 % unter denen des Vormittags (Abb. 8).

Dieses Phänomen war bei allen Versuchskaninchen unabhängig davon, ob ein Tier eine hohe oder sehr geringe Markiertätigkeit zeigte, zu erkennen (Abb. 9), selbst bei den kastrierten Weibchen.

Auch stärkere Schwankungen innerhalb zweier Vormittage zeigten sich am Nachmittag, von wenigen Ausnahmen abgesehen, mit der selben Intensität.

Die Pheromonemission hingegen wies keine Schwankungen innerhalb der Vor- und Nachmittagsmessungen auf und lag bei ca. 65 %.

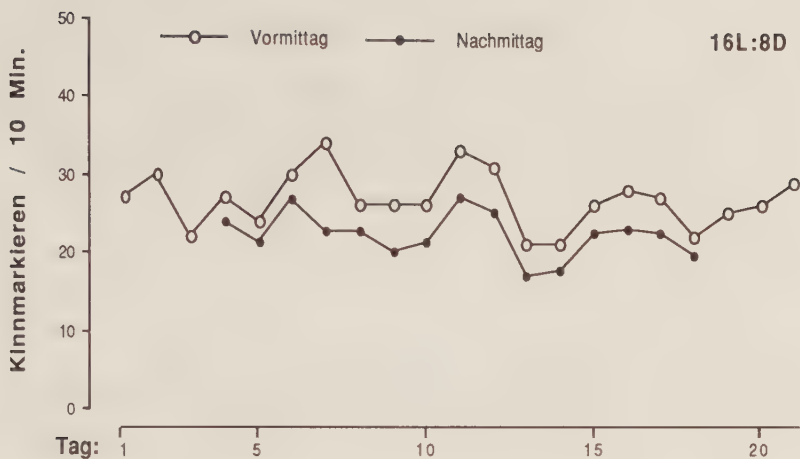


Abb. 8: Mittlere Spontane Markieraktivität.
 Gemittelte Werte von 7 Häsinnen zum Verlauf der Vor- und Nachmittagsaktivitäten. Zu erkennen ist die relativ konstante Differenz zwischen Vor- und Nachmittag.

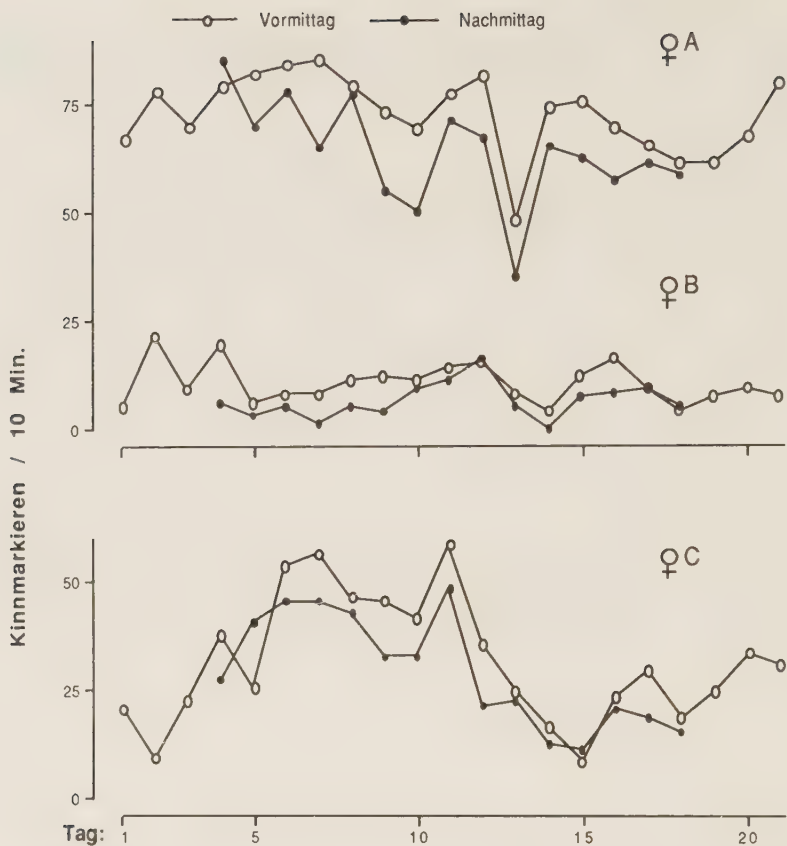


Abb. 9: **Individuelle Markieraktivität.**
 Kurvenverlauf von drei Häsinnen zur Darstellung der individuellen Variabilität; mit einem niedrigen (B), einem mittleren (C) und einem hohen (A) Basisniveau. Das Basisniveau der Kinnmarkieraktivität stellt eine für jedes Tier charakteristische Größe dar.

3.3. Messungen unter Langtag (16L:8D)

Kinnmarkieraktivität und Pheromonemission

Die durchschnittliche, spontane Markieraktivität der Häsinnen lag bei ca. 30 Kinnmarkierungen pro 10 Minuten, die gemittelte Pheromonemission bei ca. 70 % (siehe Abb. 10 und 11).

In den ersten 30 Tagen des Experiments zeigte sich die Kinnmarkieraktivität sowie die Pheromonemission als eine für jedes Tier charakteristische Größe. Die höchste Kinnmarkieraktivität wurde an den älteren Häsinnen Br21 und Br62 gemessen. Das gleiche galt für die Pheromonemission, die hier außerdem die geringste Schwankungsbreite aufwies. Zwei weitere ältere Tiere zeigten eine niedrige (Ch71) bzw. eine mittlere (Br29) Kinnmarkieraktivität. Ihre Pheromonemission war geringfügig niedriger als bei den erstgenannten Tieren, die Schwankungsbreite jedoch größer.

Die Tiere mit der Bezeichnung Nr35, Nr36, Nr37, waren bei Versuchsbeginn 5 Monate alt und die Jüngsten der Gruppe. Bei zwei von ihnen, Nr35 und Nr36 war die Kinnmarkieraktivität im mittleren Bereich. Nr37 markierte wenig, zeigte aber an einem Tag hohe Spitzenwerte (43 M/10min). Alle drei jungen Häsinnen zeichneten sich durch eine starke Schwankungsbreite in der Pheromonemission aus. Das wenig markierende Tier Nr37 hatte dazu den niedrigsten Durchschnitt in der Pheromonemission, mit Ausnahme der kastrierten Häsin Br90, welche sich durch die konstant niedrige Kinnmarkieraktivität und praktisch nicht vorhandene Pheromonemission von den übrigen Tieren klar abgrenzte.

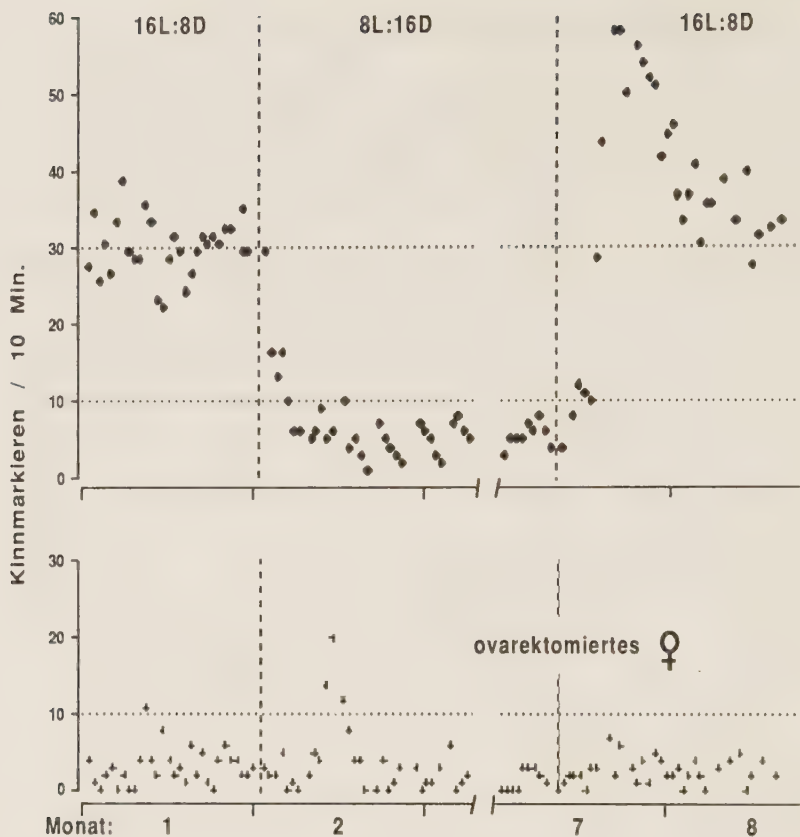


Abb. 10: Einfluß der Photoperiode auf das Kinnmarkierverhalten.

Gemittelte Daten der spontanen Markieraktivität intakter Häsinnen ($n = 7$) während LT und KT. Die gestrichelten vertikalen Linien geben den Zeitpunkt der Umstellung des Lichtregimes an. Die unterlegte Kurve gibt die Werte einer kastrierten Häsin an.

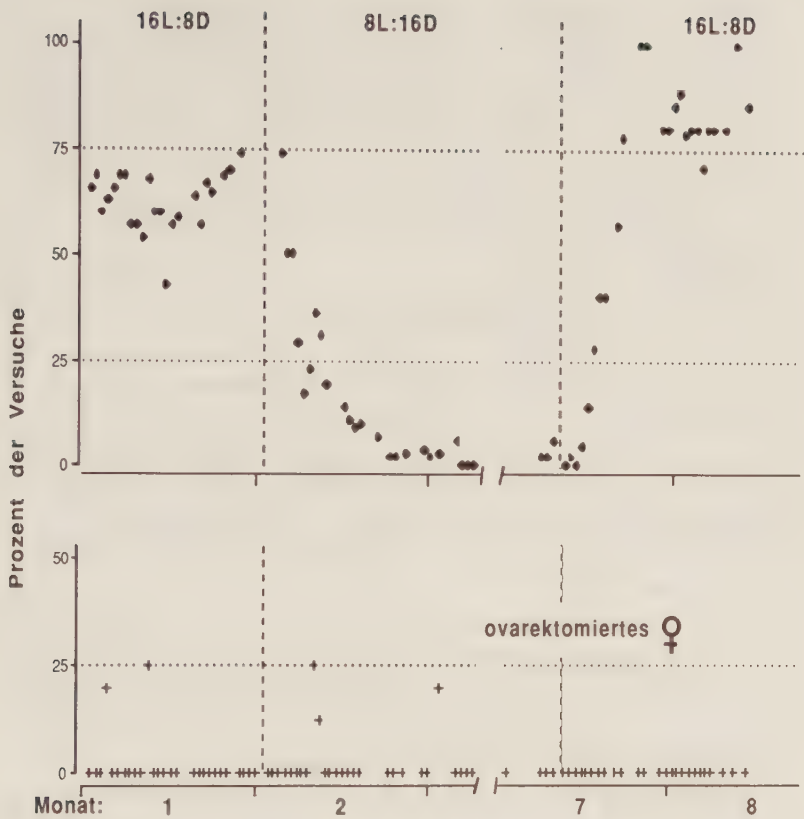


Abb. 11: Einfluß der Photoperiode auf die Pheromonemission.
Darstellung wie in Abb. 10.

Adspektion des äußeren Genitales

Das durchschnittliche Aussehen des äußeren Genitales war durch eine Symmetrie der Labien und den in der Mitte gelegenen Sulcus gekennzeichnet. Die Vulvaschwellung zeigte starke individuelle anatomische Unterschiede von Stufe 1 (jüngeres Tier) bis 5 (ältere Tiere) und war sehr geringen Schwankungen unterworfen. Ähnliches konnte über die Vuvafärbung gesagt werden (Abb. 12).

Mit Ausnahme des kastrierten Tieres, bei dem das äußere Genitale immer gleich aussah, unterlagen alle Tiere sichtbaren Veränderungen.

Sowohl für Vulvafarbe als auch Vulvaschwellung lag die Schwankungsbreite je nach Individuum zwischen 1 und 3 Stufen. Die maximale Änderung von einem Tag auf den anderen, betrug i.d.R. nur einen Skalenwert. Gleichgültig, welcher Farb- und Schwellungsgrad beobachtet wurde, war immer eine Symmetrie der Labien und eine gleichmäßige Farbverteilung feststellbar.

Neben dem normalen Erscheinungsbild der Vulva trat bei 5 von 7 Häsinnen zeitweilig eine enorme Schwellung der Vulva auf, die mit dunkelroter bis violetter Farbe begleitet war (Abb. 7 c). Diese Erscheinung hielt nur wenige Minuten an und trat bei einigen Kaninchen besonders häufig auf.

Wie oben schon erwähnt, nahm das kastrierte Tier eine Sonderstellung ein, da eine Asymmetrie der Labie vorlag und die Färbung durch violette Flecken auf hellem Untergrund gekennzeichnet war.

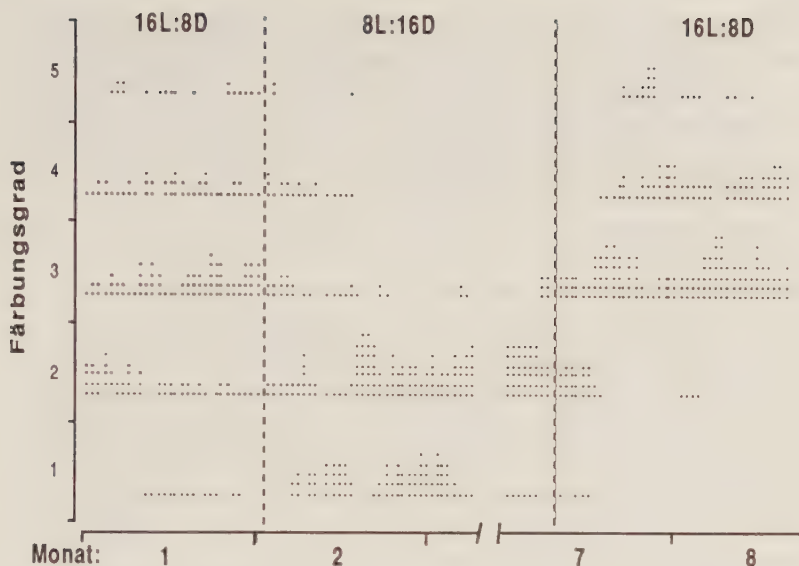


Abb. 12: Einfluß der Photoperiode auf die Vulvafärbung.
Dargestellt sind die Daten aller intakten Häsinnen
(n = 7); Form in Anlehnung an Abb. 10.

3.4. Messungen nach Lichtumstellung auf Kurztag (8L:16D)

Kinnmarkieraktivität und Pheromonemission

Nach der Lichtumstellung am 30. Tag um 18.00 traten die ersten spürbaren Veränderungen bei 3 Tieren (Br21, Nr36, Nr37) bereits am zweiten Vormittag danach in Erscheinung (nach nur 40 Stunden), indem die Kinnmarkieraktivität stark absank. Während der nächsten zwei Tage wurden die restlichen Tiere ebenfalls von diesem Trend erfaßt. Nach insgesamt 6 Tagen war diese Abwärtsbewegung an ihrem Tiefpunkt angelangt und stabilisierte sich, wobei die durchschnittliche Kinnmarkieraktivität daraufhin unter 10 Markierungen pro 10 Minuten lag (Abb. 10). Ähnlich verhielt es sich bei der

Pheromonemission. Hier traten die ersten Effekte zwar erst am 7. Tag nach der Lichtumstellung auf, jedoch bei allen Tieren gleichzeitig und dazu sehr deutlich. Die gemittelte Pheromonemission aller Häsinnen fiel von 75 % auf 29 % (Tag 7.). In den sich anschließenden 14 Tagen fiel sie weiter ab und stabilisierte sich bei Werten um 0-7 % (Abb. 11). In dem Zeitraum, in dem sich die Tiere nach der Lichtumstellung stabilisiert hatten, markierten sie nicht nur rein quantitativ weniger sondern auch mit herabgesetzter Lebhaftigkeit, und saßen oftmals längere Zeit kauernd und dösend in der Testarena. Die Teststeine wurden nicht mehr wie unter 16L:8D mit festen kräftigen Reibbewegungen markiert, sondern kurz, geradezu flüchtig. Wer zu den unter 16L:8D hoch markierenden gehörte, markierte jetzt ebenfalls mehr als die anderen, so daß im wesentlichen die Häsinnen untereinander die gleiche Reihenfolge im Hinblick auf die durchschnittliche Markieraktivität zeigten. Ganz anders lagen die Verhältnisse bei dem kastrierten Tier; hier wurde vom 10. - 13. Tag nach der Lichtumstellung ein kurzfristiger Anstieg der Kinnmarkieraktivität auf 20 M/10min registriert. Ansonsten blieben, unbeeinflusst von der Lichtumstellung, die Kinnmarkieraktivität als auch die Pheromonemission ähnlich denen unter 16L:8D.

Adspektion des äußeren Genitales

Im Gegensatz zu den beiden anderen Parametern zeichnete sich an der Vulva die Lichtumstellung nicht mit einer vergleichbaren Deutlichkeit ab. Zwar stellte sich auch hier schon nach 7 Tagen ein Rückgang der Vulvaschwellung und Vulvafarbe ein (Abb. 12), doch standen neben diesen Veränderungen eine gewisse Ungleichmäßigkeit in der Farbverteilung und andere Nebenfunde im Vordergrund.

Besonders auffällig war eine punktförmige Aufhellung am Rand der ventralen Labienkommissur. Dieser helle Punkt erfuhr nach der Lichtumstellung eine langsame, kontinuierliche Vergrößerung, die erst nach ca. 25 Tagen abgeschlossen war. Trat dieser Punkt während 16L:8D nicht oder sehr klein (unter 1 mm) auf, so war er jetzt bei allen Tieren vorhanden und

erreichte bei einigen oft einen halben cm. Durchmesser. An einigen Tieren sah man ähnliche Flecken, wie es das kastrierte Tiere besaß, auch waren die Labien nicht immer symmetrisch. Venöse Stauungszustände waren zwar ab und zu anzutreffen, jedoch in weit geringerem Ausmaß als unter LT.

3.5. Messungen nach Lichtumstellung auf Langtag (16L:8D)

Kinnmarkieraktivität und Pheromonemission

Zwei bzw. vier Tage nach erfolgter Lichtumstellung waren die drei jüngeren Tiere, Nr37 nach 2 Tagen, Nr35 u. 36 nach 4 Tagen, die ersten, bei denen die Kinnmarkieraktivität anstieg. Dieser Anstieg setzte sich fort und gipfelte nach weiteren 5 (Nr 37 u. Nr 35) bzw. 8 Tagen. Die dabei erreichten Kinnmarkieraktivitäten waren für die Tiere untypisch hoch und fielen schließlich auch wieder auf ein niedrigeres Niveau ab, so daß ein stabiler Zustand erst nach ca. 20 Tagen gegeben war. Besonders deutlich kam das bei Häsin Nr37 zum Ausdruck, welche, ausgehend von 6 M/10 min am Vortag der Lichtumstellung, nach 9 Tagen 118 mal /10 min markierte und schließlich nach weiteren 9 Tagen nur mehr Werte von neun und darunter erreichte. Etwas länger benötigte der Rest der Versuchstiere. So waren es bei Br29 und Br62 acht, bei Br21 neun und bei Ch71 gar 11 Tage, ehe das Kinnmarkieren einen deutlichen Trend der Aktivitätserhöhung zeigte. Die an diesem Tag registrierte Markieraktivität war jedoch extrem ausgeprägt. Nachfolgend stellte sich eine weitere Steigerung wie bei den jüngeren Tieren nicht ein. Dadurch war die Stabilisierung schon eine Woche früher abgeschlossen. Auch der Anstieg der Pheromonemission erfuhr ihren Ausgang von den jüngeren Tieren. Ausgehend von 0 % (Nr35, Nr36), bzw. 20 % (Nr37) Pheromonemission, kam es bei Häsin Nr37 am 4. Tag und bei den beiden anderen am 5. Tag zu einem Anstieg auf 33 % und bald danach suchten alle Jungen auf den Häsinen. Wiederum war die Verzögerung bis zum Auftreten erster "lichtinduzierter" Reaktionen in der älteren Restgruppe länger. Erst am 7. Tag suchten 16 % der Jungen auf Häsin

Br62 und Br29, gar erst am 9. Tag bei Br21 (66 %) und Ch71 (50 %). Die volle Suchleistung (= 100 %) trat hier bei allen am 12. Tag auf (Abb. 11). Nach der beschriebenen Übergangsphase stellten sich ähnliche Verhältnisse wie bei der ersten Meßperiode unter 16L:8D ein.

Das kastrierte Tier zeigte keine Reaktion auf die Lichtveränderung.

Adspektion des äußeren Genitale

Mit etwa der gleichen Geschwindigkeit wie bei der letzten Lichtumstellung bildeten sich nach und nach die für 8L:16D typischen Unregelmäßigkeiten der Labien und Farbgebung zurück. Die Verstärkung der Labienschwellung und das Auftreten von dunkleren Rottönen ging zeitlich mit den anderen beiden Parametern konform (Abb. 12). Venöse Schwellungszustände erschienen danach mit der Häufigkeit, die von den ersten 16L:8D Messungen bekannt waren.

Das kastrierte Tier behielt unverändert eine kleine asymmetrische, violett gefleckte Vulva.

3.6. Zyklische Schwankungen

Die Kinnmarkieraktivität jedes Individuums unterlag Schwankungen, die zwischen 2 und 8 Tagen lag. Unter Langtagverhältnissen waren diese Schwankungen besonders deutlich (Abb. 9). Eine Aussage über einen etwaigen zyklischen endogenen Zusammenhang konnte aufgrund der großen Unregelmäßigkeiten nicht getroffen werden.

Photoperiode:	16L:8D	8L:16D				
Blutentnahme:		38. Tag	94. Tag	119. Tag	182. Tag	
Dauerduft:			Sekret	Urin		
intakte Weibchen	Br21		4,8	3,3	3,5	
	Br62	4,5		3,0	< 1	< 1
	Br65	4,4	2,8	1,3	1,4	
	Ch71		4,1	2,8	1,8	< 1
	Nr35	5,1	2,0	1,3	1,5	
	Nr36		5,6	3,3	1,5	< 1
kastrierte	Br54	< 1		< 1	< 1	< 1
	Br90	< 1		< 1	< 1	< 1

Tabelle A: Analyse von Östradiol-17- β (pg/ml)

Die Zahlenwerte geben den Gehalt an Östradiol-17- β im Serum der Versuchstiere wieder.

Die fettgedruckten Zahlenwerte stammen von Tieren die in den jeweiligen Dauerduftexperimenten (4.1.2.) eine intranasale Applikation von Urin, bzw. Kinndrüsensekret erhalten haben.

4. Einfluß von Duftsignalen bzw. Pheromonen

Im folgenden Abschnitt wurde untersucht, inwieweit die soziale Umwelt, in diesem Fall die Anwesenheit fremder Duftmarken, eine Auswirkung auf die Testparameter hat. Daneben wurde versucht, den Informationsgehalt von Duftmarken, hauptsächlich von Kinnmarkierungen, zu ergründen. Da angenommen werden konnte, daß körpereigene Substanzen wie Urin oder Kinndrüsensekret Auswirkungen auf das Verhalten der Tiere, entweder über einen Releaser-Effekt oder einen Primer-Effekt haben, schien eine Überprüfung mit den bisherigen Testparametern als geeignet. Die Überprüfung der verwendeten Substanzen auf einen Releasereffekt wurde durch Wahlexperimente abgedeckt, in welchen den Testtieren duftmarkierte Ziegelsteine neben Kontrollsteinen in der Testarena angeboten wurden. Diese Experimente wurden unter langen und kurzen Photoperioden durchgeführt, um festzustellen, ob Reaktionsunterschiede dabei auftreten. Mögliche Primereffekte der verwendeten Substanzen auf die Testtiere wurden durch die intranasale Applikation der Testsubstanzen als Dauerbehandlung überprüft.

4.1. Versuchsaufbau

Für diesen Abschnitt der Arbeit wurden die gleichen Tiere eingesetzt mit Ausnahme von einer Häsin (Br29), die auf Grund von tumorösen Veränderungen an der Milchleiste durch ein Tier mit ähnlichen Voraussetzungen (Br65) ersetzt worden war.

Alle bisherigen Meßparameter kamen zur Anwendung: Kinnmarkieraktivität, Pheromonemission, Adspektion des äußeren Genitales und bei den Dauerduftversuchen flankierend Blutproben (Tabelle A, Seite 39).

4.1.1. Wahlversuche

Insgesamt wurden für diesen Teil 11 Experimente durchgeführt, acht unter 8L:16D Lichtverhältnissen und drei unter 16L:8D.

Jedes Wahlexperiment setzte sich aus drei Tagen Vormessung mit einem der gewohnten Steine des Photoperiodeversuches und zwei frischen unmarkierten Ziegelsteinen, mit anschließender fünf tägiger Messung, der dazu duftmarkierten frischen Steinen aus der jeweiligen Vormessung, zusammen.

Die Testarena war immer mit 3 Steinen bestückt, die um je 120 Grad versetzte gleichmäßig verteilte Positionen einnahmen.

Von den Tieren bevorzugte Stellen der Testarena (i.d.R. die am weitest gegenüberliegende vom Beobachter) können eine gewisse Präferenz des in diesem Sektor befindlichen Teststeins vortäuschen. Dieser Effekt konnte korrigiert werden, indem die drei Ziegelsteine jeweils nach einem Drittel der Meßdauer im Uhrzeigersinn in ihren Positionen versetzt wurden, so daß jede der drei Positionen gleich lange mit allen drei Steinen besetzt war. Der Abstand des Beobachters zur Testarena betrug mindestens drei Meter. Die Messungen wurden in größtmöglicher Ruhe und alleine durchgeführt. Dabei wurde nicht nur die Gesamtaktivität des Kinnmarkierens erfaßt, sondern auch wie oft jeder einzelne Stein markiert wurde. Alle acht Testtiere kamen nur einmal täglich zum Einsatz. Zwischen den Experimenten wurde eine Pause von ein bis drei Tagen eingelegt.

Als Geruchssignal dienten vor allem Kinnmarkierungen und Urin von Kaninchen, welche auf Ziegelsteine aufgetragen wurden.

Dabei sind die Steine nur mit jeweils einem Duftstoff kontaminiert und entsprechend ausgewechselt worden.

Im einzelnen wurden folgende Duftquellen verwendet:

- Von Tieren unter 16L:8D; Kinndrüsenmarkierungen und Urin, männlich und weiblich; Kinndrüsensekret männlich.
- Von Tieren unter 8L:16D; Kinndrüsenmarkierungen und Urin,

männlich und weiblich, Kinndrüsenmarkierungen männlich kastriert.

- Pflanzliche Düfte; Karotte, Zitrone.

Um Kinndrüsenmarkierungen von den Spendertieren zu erhalten, wurde ein Ziegelstein 24 Stunden in den Käfig des Spenders gelegt. Da beobachtet wurde, daß die Tiere auf diese Weise den Stein sehr intensiv markierten, wurde diese Methode einem Auftragen mit Zwangsmaßnahmen vorgezogen.

Leere Einstreubleche ermöglichten das Auffangen von Urin zur Probengewinnung, von welchem anschließend auf den Teststein 10 Tropfen im Bereich der Oberkanten aufgetragen wurde. Die pflanzlichen Düfte, Karotte und Zitrone, wurden mit der Hand auf den Ziegel gerieben.

Die gewählte Reihenfolge der Experimente geschah wie folgt:
Im ersten Versuchsblock unter 8L:16D der Testtiere;

- 1.) Kinnmarkierungen von 2 Zuchtramlern unter 16L:8D
- 2.) Kinnmarkierungen von 2 Häsinnen unter 16L:8D
- 3.) Kinnmarkierungen von Zuchtramlern und Häsinnen, wobei jeden Tag zwei andere Tiere benützt wurden
- 4.) Kinnmarkierungen von einem Rammler und einer Häsin unter 8L:16D
- 5.) Kinnmarkierungen von einem kastrierten Rammler unter 8L:16D
- 6.) Urin von einem Rammler und einer Häsin unter 8L:16D
- 7.) Urin von einem Zuchtrampler und einer Häsin unter 16L:8D
- 8.) Karottenduft und Zitronenduft (nur ein Tag)

Im zweiten Versuchsblock unter 16L:8D der Testtiere;

- 9.) Kinnmarkierungen von 2 Zuchtramlern unter 16L:8D
- 10.) Kinnmarkierungen von 2 Häsinnen unter 16L:8D
- 11.) Kinnmarkierungen von einem Rammler und einer Häsin aus den vorigen zwei Versuchen

Statistische Auswertung

Zur statistischen Auswertung der Daten aus den Wahlversuchen diente das nicht-parametrische Testverfahren nach Wilcoxon. Getestet wurden die Veränderung der spontanen Markieraktivität als auch die Präferenzen zu den Ziegelsteinen. Jeder der drei Tage der Vormessungen wurden mit jedem der fünf nachfolgenden Tagen verglichen wobei $p \leq 0,05$ als signifikant gewertet wurde (Tabelle B, Seite 53).

4.1.2. Dauerduftbehandlung

Die Untersuchung zur Beeinflussung der Testparameter durch die langfristige Einwirkung von bestimmten, kaninchenspezifischen Düften geschah zum einen mit dem Kinndrüsensekret eines Rammlers unter 16L:8D, zum anderen mit dem Urin eines solchen und fanden beide unter 8L:16D der Testtiere statt.

Zur Gewinnung reinen Kinndrüsensekrets wurde das Spendertier narkotisiert, die Umgebung der Ausführungsgänge der Kinndrüse rasiert und durch leichten Druck auf die Drüse das nun austretende klare Sekret mit einer Pipette aufgefangen (bis zu 200 Mikroliter).

Den Testtieren wurde mit Hilfe einer Micropipette je 5 Mikroliter des Kinndrüsensekrets bzw. Urins täglich in jedes Nasenloch geträufelt. Die jeweiligen Kontrolltiere erhielten auf dieselbe Art und Weise täglich Wasser in die Nasenlöcher.

Dazu wurde die Testtiergruppe gespalten und jeweils eine Hälfte als Kontrolltiere mit Wasser behandelt, wobei die Kontrolltiere im Versuch 1, als Testtiere im Versuch 2 und umgekehrt, die Testtiere im Versuch 1, als Kontrolltiere im Versuch 2 eingesetzt waren.

Jeder Versuch erstreckte sich über 14 Tage, wobei jeweils eine Woche Baselinemessungen vorangestellt wurden. Am Ende jedes Versuches wurden Blutproben entnommen.

4.2. Ergebnisse aus den Wahlversuchen

Die Pheromonemission und das Vulvabild waren keinen Veränderungen unterworfen und entsprachen in allen Wahlexperimenten den Durchschnittswerten einer Kurz- bzw. einer Langtagsituation wie im Versuch zur Photoperiode.

Kinnmarkierungen

Mit Ausnahme von Versuch 5, in dem Kinnmarkierungen eines kastrierten Rammlers vorlagen (Abb. 17), erhöhte sich in allen übrigen 7 Experimenten die Aktivität bei der ersten Darbietung signifikant und klang innerhalb von 2-4 Tagen wieder ab (Abb. 13-16; Tabelle B). Dabei zeigte sich dieser Effekt am stärksten, als die Testtiere unter Kurztagbedingungen standen.

Darüber hinaus wurde in allen Versuchen, in denen Kinnmarkierungen von intakten Spendern verwendet worden waren, einer der beiden Steine signifikant häufiger markiert (Tabelle B). Bei der Wahlmöglichkeit Rammlerstein oder Weibchenstein (Abb. 15, 16) entschieden sich die Testtiere immer für den Rammlerstein (Exp. 3/4/11), auch wenn die Spendertiere täglich gewechselt wurden (Exp. 3). Hier kam dieser Effekt sogar am deutlichsten zustande, da der Weibchenstein oft unter das Niveau des Kontrollsteines fiel. Je höher dabei die Gesamtaktivität lag, desto extremer stand der Rammlerstein im Vordergrund. Aber nicht nur die Quantität des Kinnmarkierens stieg an. Sobald sich ein Stein als besonders attraktiv für ein Testtier erwies, wurde er auch kräftiger als sonst üblich markiert und die Häsinnen urinierten dann auffällig oft in der Arena. Dabei gingen die Tiere nicht sofort zielgerichtet beim Einsetzen in die Arena auf den bevorzugten Stein los, sondern schnupperten zuerst ungerichtet umher und nach dem ersten zufälligen Kontakt mit diesem Stein war zunächst eine genauere Inspektion zu beobachten, die mit besonders intensiven Markierbewegungen begleitet war. Danach besuchten sie diesen Stein häufiger. Wurden nach einem Drittel der Testzeit die Ziegelsteine umgestellt, fand eine kurzdauernde Neuorientierung statt,

bis die Tiere, wiederum anscheinend zufällig, auf den von ihnen nach wie vor bevorzugten Stein trafen.

Interessanterweise war selbst bei dem kastrierten Weibchen ein kleiner Anstieg der spontanen Markieraktivität während der Duftversuche unter Kurztag zu beobachten. Auch bevorzugte es kinnmarkierte Steine von LT-Spendern gegenüber Kontrollsteinen. Dabei besaß das Tier nicht den Eifer der intakten Häsinnen und markierte wie gewohnt kraftlos und flüchtig. Unter Langtagbedingungen fehlte eine erkennbare Reaktion gänzlich.

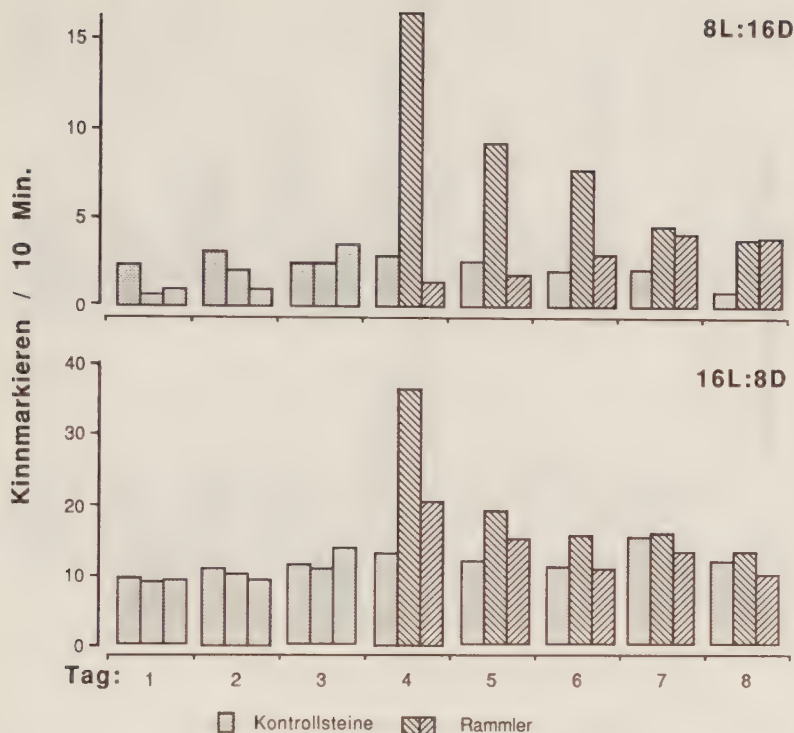


Abb. 13: Reaktion auf Kinnmarkierungen von fremden

LT-Rammlern. (Exp. 1 und 9)

Jeder Säule eines Säulentriplets ist ein Ziegelstein in der Testarena zugeordnet. Das Säulentriplett gibt die Verteilung der Kinnmarkierungen der Testtiere an den drei Ziegelsteinen in der Testarena wieder.

Nach drei Tagen Vormessungen an den bekannten Kontrollsteinen, schließt sich eine 5- tägige Meßperiode mit kinnmarkierten Steinen zweier fremder LT-Rammler an und einem in der Arena belassenen Kontrollstein.

Die Graphiken geben die gemittelten Werte aller Häsinnen (n = 7) an. Der Versuch wurde unter Langtag und Kurztag ausgeführt.

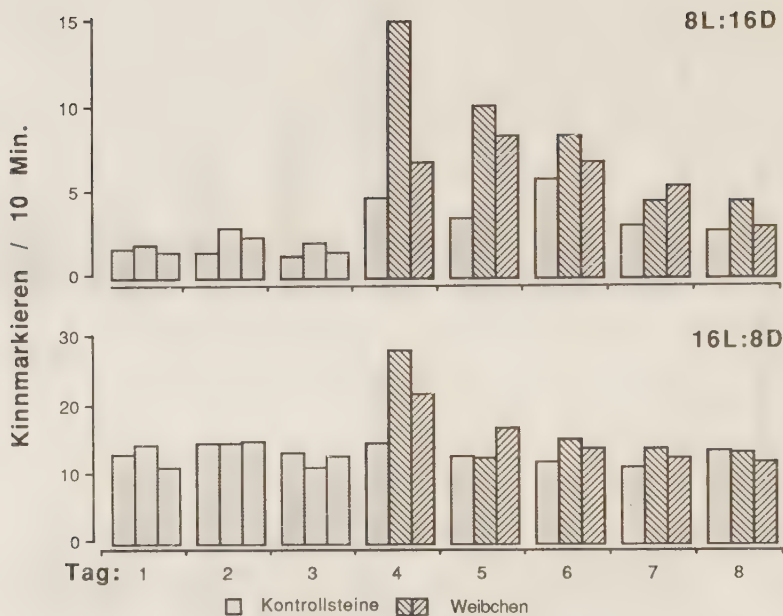


Abb. 14: Reaktion auf Kinnmarkierungen von fremden LT-Häsinnen. (Exp. 2 und 10)
 Gleicher Versuchsaufbau und Ablauf wie bei Abb. 13, nur mit zwei fremden LT-Häsinnen anstatt zweier LT-Rammeler.

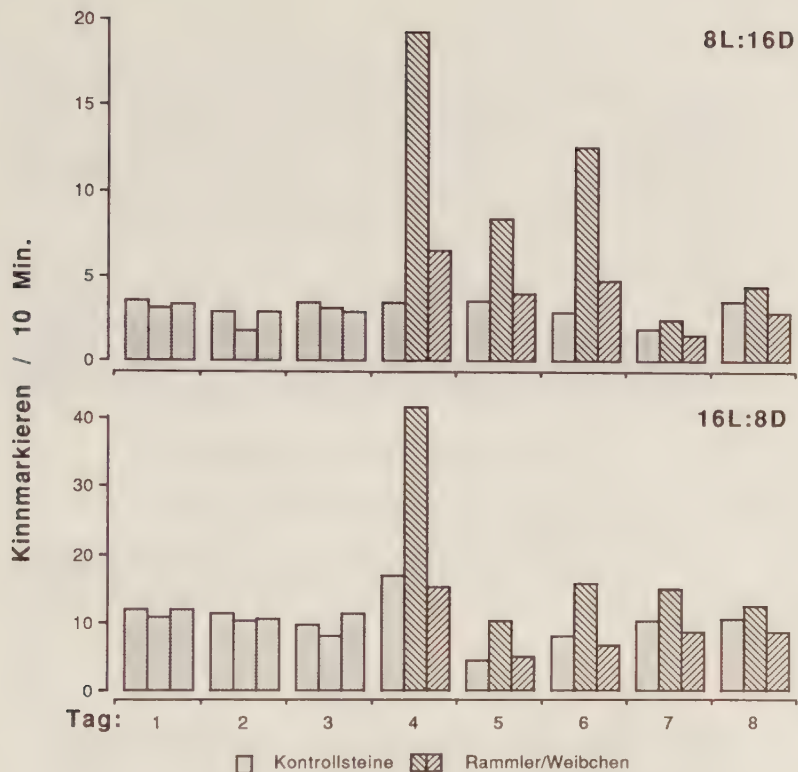


Abb. 15: Reaktion auf Kinnmarkierungen von fremden IT-Rammlern und Häsinnen. (Exp. 3 und 11)
 Gleicher Versuchsaufbau und Ablauf wie bei Abb. 13, hier aber mit der Wahlmöglichkeit zwischen einem Ziegelstein mit Rammlerkinnmarkierungen Kinnmarkierungen von einem Weibchen und einem Kontrollstein.

Kinnmarkieren
/ 10 Min.

8L:16D

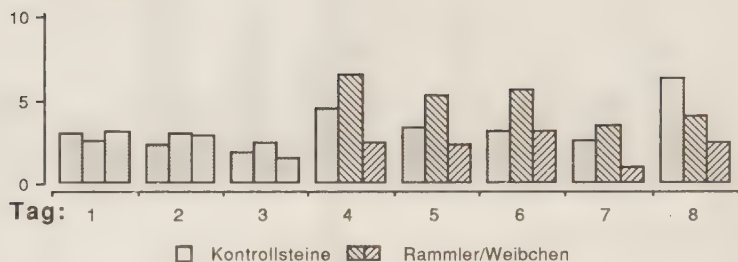


Abb. 16: Kinnmarkierungen von unbekannten KT- Rammlern und Häsinnen. (Exp. 4)
Gleicher Versuchsaufbau und Ablauf wie bei Abb. 15, jedoch kamen hier die Spendertiere nicht aus LT sondern aus KT. Die Testtiere befanden sich ebenfalls unter KT.

Kinnmarkieren
/ 10 Min.

8L:16D

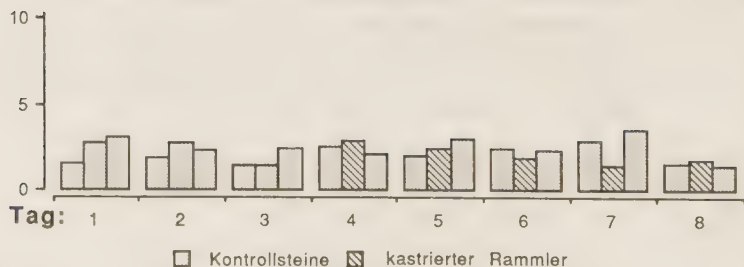


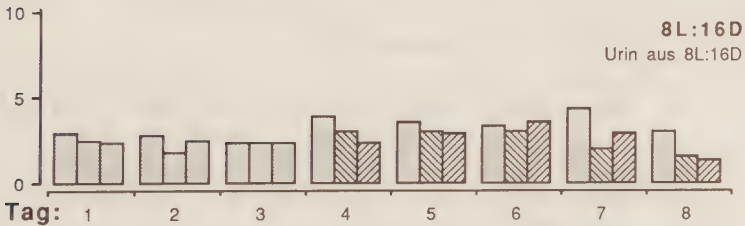
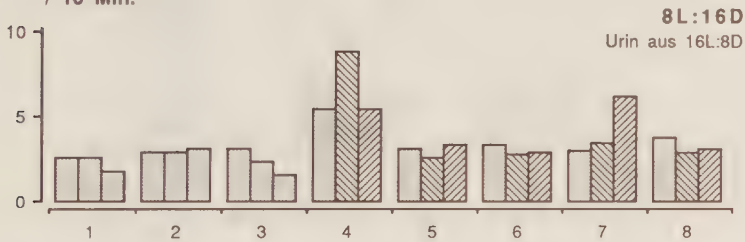
Abb. 17. Kinnmarkierungen von einem fremden kastrierten Rammler aus KT. (Exp. 5)
Gleicher Versuchsaufbau und Ablauf wie bei Abb. 13, jedoch wird den Testtieren (hier unter KT) ein Duftstein und zwei Kontrollsteine angeboten.

Urin

Allein der Versuch 7 mit Urin aus Spendern unter Langtag vermochte die Gesamtaktivität am ersten Meßtag signifikant zu erhöhen (Exp. 7; Tabelle B).

Dabei wurde vor allem der Rammlerstein markiert. Der Weibchenstein stand auf dem Niveau des Kontrollsteines. Des weiteren waren die Testtiere vom Urin der Spendertiere unter Kurztag (Exp. 6) nicht nur unbeeindruckt, sondern zeigten sich leicht abgestoßen und markierten diese Duftsteine äußerst kraftlos, teilweise auch weniger als den Kontrollstein (Abb. 18).

Kinnmarkieren / 10 Min.



□ Kontrollsteine ▨ Rammler/Weibchen

Abb. 18: **Reaktion auf Urin von fremden Rammlern und Häsinnen (Exp. 6 und 7)**
Ablauf wie Abb. 15, bzw 16 jedoch nur unter KT und mit dem Unterschied, daß nicht Kinnmarkierungen sondern der Urin der Spendertiere als Duftreiz verwendet wurde.

Pflanzliche Düfte

Der Stein mit Zitronenduft wurde von den Häsinnen gemieden und zeigte eine repellierende Wirkung (Abb. 19). Bei seiner Anwesenheit war die Aktivität von 4 Tieren gleich Null. So hielten sich alle Tiere bevorzugt in der Nähe der anderen beiden Steine auf, wobei sie sich sehr für den Stein mit Karottenduft interessierten, jedoch hauptsächlich in der Form, daß er genau untersucht und bekratzt wurde.

Kinnmarkieren / 10 Min.

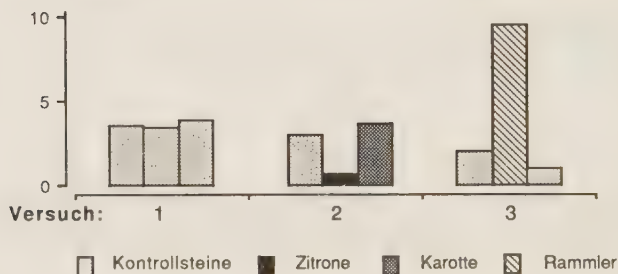


Abb. 19. Reaktion auf pflanzliche Düfte

(Exp. 8)

Gemittelte Daten der Verteilung der Kinnmarkierungen von den Häsinnen (n = 7) in der Testarena unter KT.

-Das erste Säulentriplett stellt die Verteilung der Kinnmarkierungen der Vormessung dar.

-Das zweite Säulentriplett zeigt die Verteilung nach dem Einwechseln von zwei Ziegelsteinen mit Karotten und Zitronenduft.

-Das dritte Säulentriplett gibt das Verteilungsmuster wieder das nach Einwechselung eines Ziegelsteines mit LT-Rammlermarkierungen und zwei Kontrollsteinen auftrat. Das Experiment wurde am selben Tag hintereinander durchgeführt.

Exp.	8L:16D	Tag 4	Tag 5	Tag 6	Tag 7	Tag 8
1	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3	>1,2	>1,2	>1	
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂
2	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3	>1,2,3	>1,2,3		
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♀ > ♀ ♀ > □	♀ > □			
3	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3	>1,2,3	>1,2,3		
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♂ > ♀ ♂ > □	♂ > ♀ ♂ > □	♂ > ♀ ♀ > □		
4	GESAMTAKTIVITÄT:	>3	>3	>3		
	DUFTMARKEN aus 8L:16D	♂ > ♀				
7	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3				
	DUFTMARKEN aus 16L:8D Urin	♂ > ♀				
16L:8D						
9	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3	>1,2,3	>3	>1,3	>1,2,3
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂ ♂ > □	♂ > ♂ ♂ > □		
10	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3				
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♀ > ♀ ♀ > □				
11	GESAMTAKTIVITÄT:	>1,2,3				
	DUFTMARKEN aus 16L:8D	♂ > ♀ ♂ > □	♂ > ♀	♂ > ♀	♂ > ♀	

♂ ♂ Rammlersteine ♀ ♀ Weibchensteine □ Kontrollstein

**Tabelle B: Statistisch signifikante Unterschiede
(Wilcoxon - Test: $p \leq 0,05$)**

Auflistung der signifikanten Veränderungen von spontaner Markieraktivität und der Differenzierung zwischen den angebotenen Duftqualitäten auf den Ziegelsteinen (Kapitel 4.1.1.). Verglichen wurden die Daten jeder der drei Tage Vormessungen mit den sich anschließenden jeden der fünf Tagen, in denen duftmarkierte Steine eingewechselt wurden. Als Testverfahren wurde ein nicht-parametrischer Vergleich der Daten nach Wilcoxon gewählt. Als statistisch signifikant wurden p Werte mit $p \leq 0,05$ notiert.

4.3. Ergebnisse aus der Dauerduftbehandlung

Sowohl die Applikation von Kinndrüsensekret als auch Urin ließ in allen verwendeten Testparametern keine Änderung gegenüber einer von Düften unbeeinflussten Situation unter Kurztag erkennen. Aus diesem Grunde wurde hier auf eine Abbildung der Pheromonemission verzichtet und nur die Ergebnisse der Markieraktivität wiedergegeben (Abb. 20, 21). Auch die Blutuntersuchungen ergaben keinen Hinweis auf einen Stimulierungseffekt durch die intranasale Dauerduftbehandlung (Tabelle A).

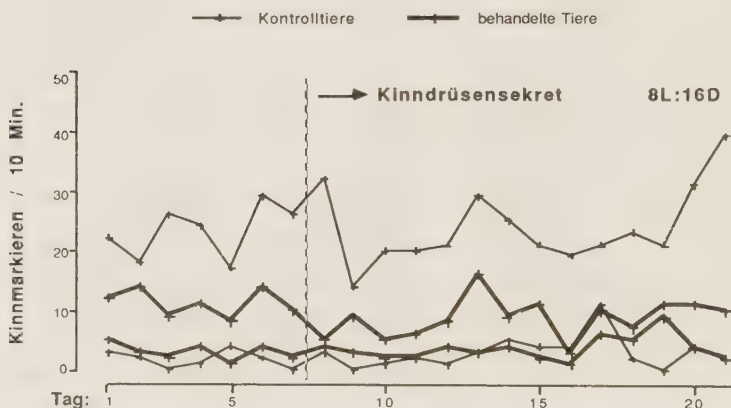


Abb. 20: Dauerduftbehandlung mit Kinndrüsensekret (LT-Rammeler).

Individuelle spontane Markieraktivität von 4 der Testhäsinnen unter KT. 2 Tiere erhielten täglich, 14 Tage lang, Kinndrüsensekret als Duftstimulans in jedes Nasenloch geträufelt (je 5 Mikroliter) und 2 Tiere auf die gleiche Weise als Kontrolle Wasser. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wurde jeweils das Tier mit der niedrigsten Aktivität aus beiden Gruppen ($n = 2 \times 3$) nicht in der Graphik abgebildet. Die vertikale Linie, gibt den Versuchsbeginn nach vorangegangener 7-tägiger Eichmessung an.

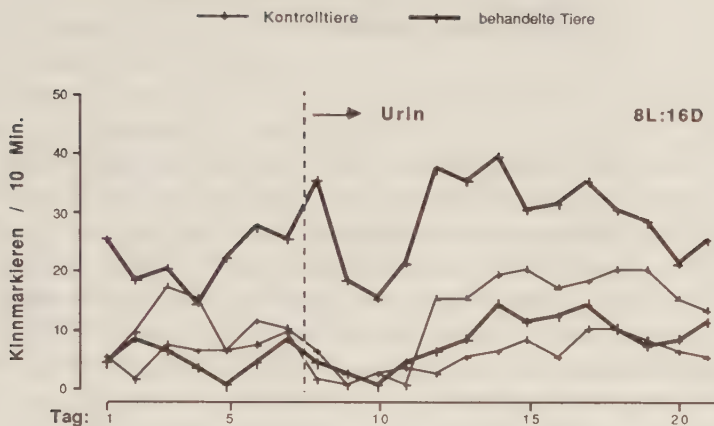


Abb. 21: Dauerduftbehandlung mit Urin eines LT-Rammlers
 Gleicher Versuchsaufbau und Ablauf wie in Abb. 20, wobei hier die Kontrolltiere aus dem vorigen Versuch als Testtiere und vice versa eingesetzt wurden.
 Die 4 dargestellten Tiere sind die gleichen wie in Abb. 20.

5. Beteiligung des des akzessorischen olfaktorischen Systems

5.1. Versuchsaufbau

In einer ersten Annäherung nach der Frage, inwieweit bei Kaninchen das akzessorische System an der Verarbeitung von Duftsignalen mit Pheromonwirkung beteiligt ist, wurde der Effekt selektiver Bulbusläsionen in einem Wahlversuch in der Testarena untersucht. Dafür wurden bei drei Tieren der laterale Bezirk des Bulbus olfactorius beidseitig lädiert, bei weiteren drei der mediale Bezirk lädiert (Aktenzeichen der Tierversuchserlaubnis: 211-2531-26/87). Weiterhin dienten drei intakte Tiere als Kontrollgruppe. Als Testparameter wurde auf Grund seiner hohen Empfindlichkeit das Kinnmarkieverhalten herangezogen.

Von allen sechs operierten Häsinnen waren daher Daten über die Kinnmarkieraktivität und Diskriminationsvermögen vor der Operation bekannt. Der Versuch fand 3 Wochen nach dem operativen Eingriff statt.

5.1.1. Ausschaltung des akzessorischen Systems

Als Narkoseeinleitung wurde die Kombination Ketamin/Xylazin (siehe 2.3.) in einer Mischspritze s.c. injiziert. Etwa 5 - 10 Minuten danach erfolgte eine Narkosevertiefung mit Urethan (Riedel-de-Haen), das in 20 % Lösung i.p. verabreicht worden war.

Die nach diesem Anästhesierezept erreichte sehr tiefe Narkose war notwendig, da die Operation zum Teil unter dem OP - Mikroskop ausgeführt wurde und hierbei schon geringe Reflexe des Tieres stören.

Mit Schermaschine und anschließendem Auftragen von Enthaarungscreme konnte das OP - Feld (die Stirn des Tieres) von Haaren befreit werden. Zur Reinigung und Desinfektion der nackten Haut gebrauchte man 70 % Alkohol. Nun wurde mit einer Fixationshilfe der Kopf des Tieres in eine gerade, leicht frontal gebeugte Stellung gebracht.

Der Hautschnitt erstreckte sich in der Schädelmedianen, von ca. 3 cm hinter bis ca. 3 cm vor die mittlere Augenquerlinie. Anschließend wurde die Kopffaszie in der Medianen aufgeschnitten und nach stumpfer Erweiterung seitlich weggeklappt. Der knöcherne Schädel konnte jetzt am Os frontale im Bereich der vorderen Augenlinie mit einer Kugelfräse von 3 mm Durchmesser trepaniert werden. Nach Erreichen des Endocranium wurde das in der Schädeldecke geschaffene Loch mit der Knochenzange unter größtmöglicher Schonung des Gehirns auf etwa Pfennigstück-Größe erweitert. Die den Bulbus olfactorius bedeckenden Gehirnhäute wurden nun unter dem OP- Mikroskop mit Hilfe der angeschliffenen Spitze einer feinen Kanüle durchtrennt und somit der Bulbus olfactorius freigelegt.

Mit einer feinen Saugpipette wurde alsdann ein ca.1 mm breiter Streifen am medialen Rand beider Bulbi olfactorii von der Mitte bis an das caudale Ende derselben und bis auf die in der Tiefe liegende knöcherne Begrenzung abgesaugt, in der Absicht, die von rostral nach caudomedial ziehenden Bahnen des akzessorischen Systems zu unterbrechen. Als Kontrolle für diesen operativen Eingriff, wurden bei 3 Tiere an Stelle von medialen, beidseitig laterale Bulbusstreifen abgesaugt.

Der Verschluss der Schädeldecke setzte sich aus einer Abdeckung des Os frontale durch Gelatineschaum und anschließender kombinierter Fascien-/Hautnaht mit U-Heften zusammen.

5.1.2. Wahlversuch

Der Versuch fand unter 16L:8D Lichtbedingungen statt. Der Ablauf wurde nach dem bewährtem Schema, drei Tage Vormessungen und anschließend fünf Tage Messungen mit kinnmarkierten Steinen, die vorher 24 Stunden in den Käfig des Spender-tieres gelegt wurden, gestaltet. Als Spender diente ein Zuchtrammmler und eine Häsin, die beide unter 16L:8D, von den Testtieren getrennt, in einem anderen Raum aufgestellt waren. Die beiden Teststeine wurden für diesen Versuch von den Spendern nur ein Mal auf die beschriebene Weise markiert

und in den fünf Tagen in der Testarena belassen. Am Ende der Datenerhebung sind von allen Tieren Blutproben genommen worden.

Anschließend wurden die sechs operierten Tiere eingeschläfert (T-61), um histologische Untersuchungen des Bulbus olfactorius und des VNO anzustellen.

5.1.3. Histologische Methoden

Für die histologische Kontrolle der Läsionen wurden die Bulbi olfactorii und die Vomeronasalorgane der operierten Tiere in Bouins Lösung für 4 Stunden immersionsfixiert und nach mehrstündiger Spülung mit Leitungswasser entkalkt bis der Knochen sich gummiartig anfühlte. Es folgte eine Entwässerung in Ethanol, mit aufsteigender Konzentrationsreihe des Alkohols von 20 - 100 % und zuletzt in Methylalkohol. Anschließend wurden die Präparate in Paraffin eingebettet. Das paraffin-eingebettete Material wurde in Serie geschnitten (Schichtdicke 10 μ) und jeder 10. Schnitt mit Hämatoxylin - Eosin gefärbt. Die Auswertung der Schnitte erfolgte mit einem Mikroskop (Dialux 20, Leitz). Mit Hilfe eines Mikroskopes mit Camera lucida (Wild M 5) wurden Zeichnungen über das Ausmaß der Läsionen angefertigt. Zur Dokumentation wurden Photographien mit einem Photomakroskop (M 400, Wild) gemacht.

5.2. Ergebnis des Wahlversuches

In den drei Tagen der Vormessungen war die Leistung der spontanen Markieraktivität in allen drei Gruppen ähnlich (Abb. 22 u. 23). Auch gab es bei den operierten Tieren keine Unterschiede zu den intakten Tieren, im Hinblick auf das Interesse an der Umgebung und sie besaßen die gleiche Lebhaftigkeit in der Testarena .

Die Kontrollgruppe reagierte am vierten Meßtag wie erwartet mit einer deutlichen Präferenz für den Rammlerstein, die in ihrer Ausprägung zwei Tage später sogar noch stärker war. Der Weibchenstein trat gegenüber dem Kontrollstein vor allem am Tag 5 hervor, jedoch immer im Schatten des Rammlersteins. Die Gesamtaktivität erreichte ihren Gipfel nicht wie sonst üblich am ersten Tag mit Duftsteinkontakt, sondern einen Tag später und fiel zum Ende hin ab.

Sehr ähnlich war das Verhalten der Tiere mit beidseitig lateralen Bulbusläsionen. Alle drei Häsinnen dieser Gruppe markierten den Rammlerstein kräftig und mit hoher Frequenz und zeigten auch nur eine geringfügige Präferenz für den Weibchenstein gegenüber dem Kontrollstein.

Interessanterweise wich die Gruppe mit beidseitig medialen Bulbusläsionen eindeutig von dem Verhalten der anderen Tiere ab. Zwar besaßen sie die gleiche Lebhaftigkeit und Markierbereitschaft, aber sie schienen nicht mehr in der Lage zu sein, die beiden eingewechselten kinnmarkierten Ziegelsteine zu unterscheiden und markierten ohne erkennbare Präferenzen ähnlich wie in den drei Tagen der Vormessungen.

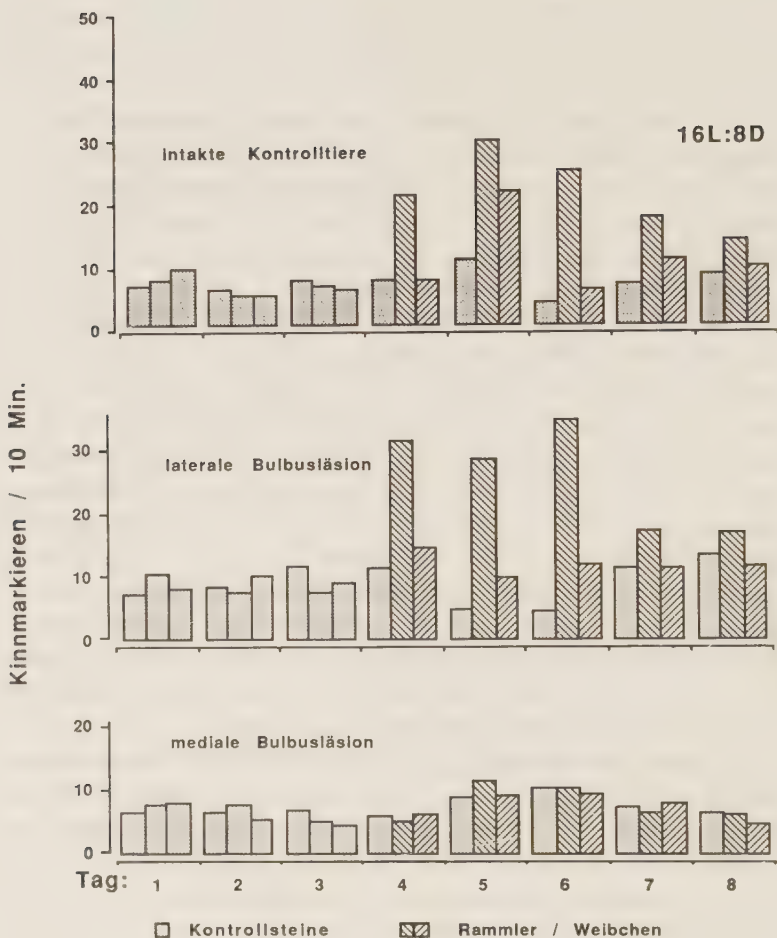


Abb. 22: Reaktion auf Kinnmarkierungen nach Läsionen am Bulbus olfactorius. Wahlversuch wie in Exp. 3 u. 11, Abb. 15; n = 3 (jeweils). Die obere Graphik zeigt die Reaktion von intakten Kontrolltieren; die mittlere, Tiere mit beidseitigen lateralen Läsionen am Bulbus olfactorius; die untere Graphik stellt die Reaktion nach beidseitigen medialen Läsion des Bulbus olfactorius dar. Den Versuchen wurde eine dreitägige Vormessung mit drei Kontrollsteinen vorangestellt mit anschließender fünftägiger Messung mit den zwei eingewechselten kinnmarkierten Ziegelsteinen von fremden LT- Tieren.

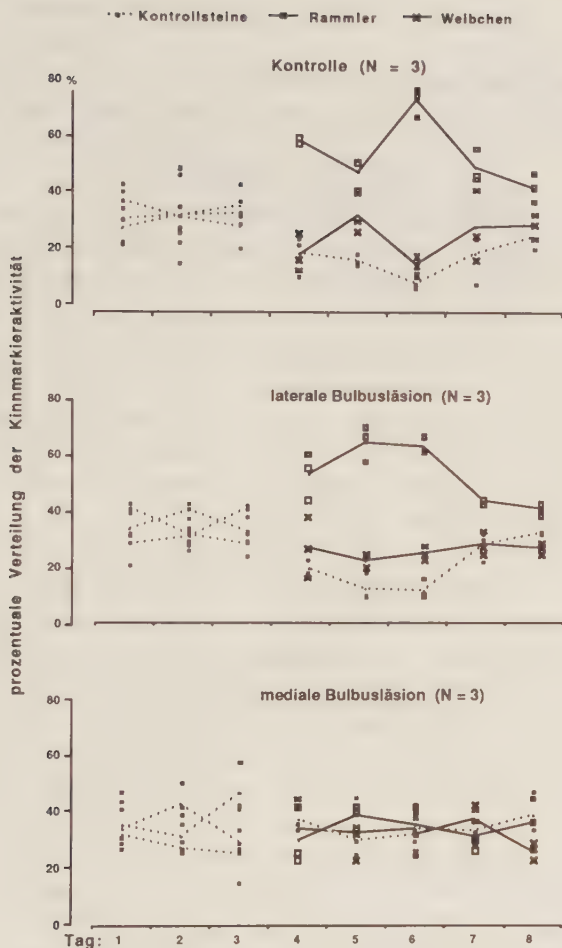


Abb. 23: Reaktion auf Kinnmarkierungen nach Läsionen am Bulbus olfactorius.

Die drei Einzelgraphiken geben die Werte der gleichen Tiere wie in Abb. 22, mit der prozentualen Verteilung der Kinnmarkierungen auf die 3 Ziegelsteine in der Testarena wieder. Die durchgezeichneten Linien geben die jeweiligen Durchschnittswerte pro Dreier- Gruppe wieder. Die Lücke von Tag 3 auf Tag 4 trennt, als Orientierungshilfe, die Vormessungen von den übrigen Tagen ab.

5.3. Ergebnis der histologischen Untersuchung

Die Auswertung der histologischen Schnitte zum Ausmaß der Läsionen ergab folgendes Ergebnis (Abb. 24a/b und 25a/b):

Laterale Läsionen (Abb. 24a, 25a)

Bei Tier Br47 fanden sich beiderseits Läsionen vom lateralen Rand bis tief in die Mitralzellschicht der Bulbi und über die ganze Länge des Bulbus, meist auch bis an die ventrale knöcherne Begrenzung. Ähnliche Verhältnisse lagen bei Tier Nr35 vor. Bei Tier Br21 waren die Läsionen kleiner, doch fehlten auch hier auf mittlerer Höhe des Bulbus an beiden Seiten, vom Rande her bis in Teile der Mitralzellschicht, Bulbusmaterial. Die rechte Läsion begann dabei etwas mehr rostral als die linke. Rechts erstreckte sich die Läsion stärker nach ventral als links.

Mediale Läsionen (Abb. 24b, 25b)

Bei Tier Br44 fehlten beiderseits, angefangen vom vorderen Drittel des Bulbus bis etwa zum ersten Drittel der Bulbus accessorius, große Teile des Gewebes. Dabei erreichten auf mittlerer Höhe des Bulbus beide Läsionen die Ventrikel. Der Nervus vomeronasalis war im lädierten Bereich nicht mehr vorhanden. Das Ausmaß der Läsionen bei Tier Br62 war etwas kleiner bei etwa gleicher Lage. Die Ventrikel waren nicht eröffnet, jedoch Teile der Mitralzellschicht zerstört. Die glomeruläre Schicht war weitgehend verschwunden, der Nervus vomeronasalis fehlte im lädierten Bereich völlig. Tier Br65 zeigte links eine bis zur ventralen Oberfläche des Bulbus reichende Läsion, die sich vom vorderen Drittel des Bulbus bis an den Anfang des Bulbus accessorius erstreckte und im mittleren Teil des Bulbus große Teile der Mitralzellschicht betraf. Rechts war der lädierte Bezirk kleiner und beschränkte sich auf einen Bezirk kurz vor dem Bulbus accessorius und in diesen hinein. Die glomeruläre Schicht des Bulbus war hier zerstört. Im lädierten Bereich war auch der Nervus vomeronasalis verschwunden. Somit wurde in allen medialen Läsionen der Vomeronasalnerv unterbrochen.

Br47

Br21

Nr35



Abb. 24a: Halbschematische Zeichnung von repräsentativen Schnitten durch den Läsionsbereich des Bulbus olfactorius von lateral lädierten Tieren. Schnittnummer (Schnittdicke 10 μ) und Seitenansicht des Bulbus geben die Lage der Schnitte an; rostral: oben, im Bulbusschema rechts. VNN = Vomeronasalverv

Br 44

Br 65

Br 62

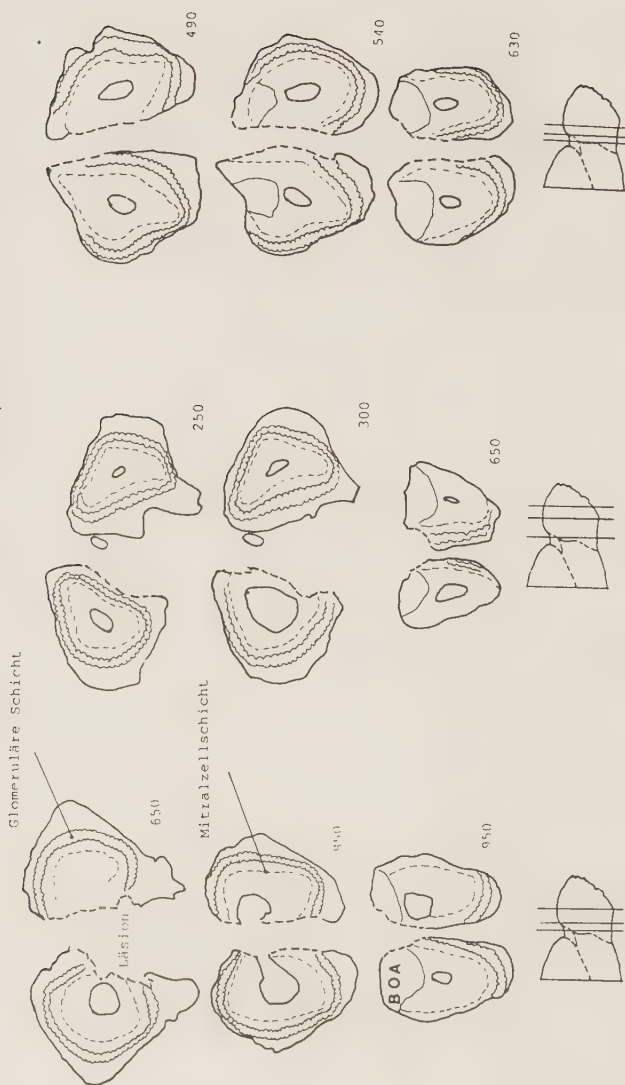


Abb. 24b: Darstellung wie in 24a, jedoch mit medial lädierten Tieren.
BOA = Bulbus olfactorius accessorius



Abb. 25a: Aufnahme von einem histologischen Schnitt (HE - Färbung)
 Bulbus olfactorius mit beidseitigen lateralen Läsionen.
 Tiernummer: Br47; Schnitt, 200; Balkenlänge entspricht 1mm

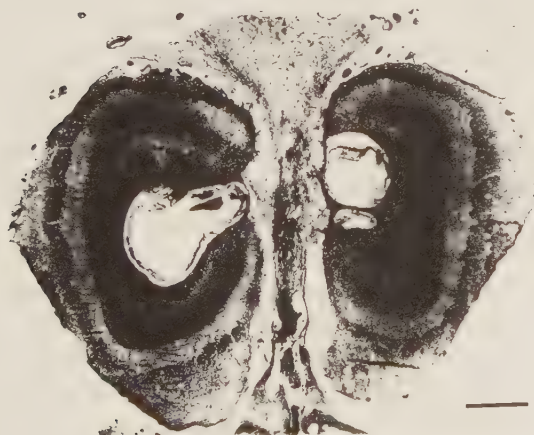


Abb. 25b: Bulbus olfactorius mit beidseitigen medialen Läsionen.
 Tiernummer: Br44; Schnitt 850; Balkenlänge entspricht 1mm

6. Diskussion

6.1. Zu tageszeitlichen Einflüssen

Die biologisch am häufigsten untersuchte Größe beim Kaninchen, zur Untersuchung von circadianen Rhythmen, ist die lokomotorische Aktivität, da sie ohne Belastung des Versuchstiers relativ einfach telemetrisch erfaßt werden kann. Die in dieser Arbeit ermittelten Spontanaktivitäten im Kinnmarkieverhalten der Vor- und Nachmittagsmessungen liegen in hoher Korrelation mit den Ergebnissen über die lokomotorische Aktivitätsschwankung.

Im Gegensatz zum Wildkaninchen, das nur in der Nacht und den angrenzenden Stunden aktiv ist, fällt beim Hauskaninchen stets ein mehr oder weniger großer Anteil der Aktivität auf die Lichtstunden (Kraft 1978). Unter standardisierten Umweltbedingungen konnte gezeigt werden, daß das Kaninchen ein bimodales Aktivitätsmuster besitzt, wobei die Maxima am Beginn und Ende der Lichtphase liegen (Kleitman und Engelmann, 1947; v. Hof et al. 1963; Bönert et al. 1975). Das Hauptminimum befindet sich in der Mitte der Lichtzeit. Der Aktivitätsspiegel der Dunkelphase bleibt weitgehend konstant und liegt jedoch insgesamt über dem der Lichtphase (52% der circadianen Aktivität entfallen auf die Dunkel- und 48% auf die Lichtphase; Gattermann 1978). Dieses bimodale Muster bleibt auch nach Wechsel des Lichtregimes (Kurztag - Langtag) erhalten. Es ändert sich lediglich die Phasendifferenz zwischen dem Muster und L:D infolge des sich ändernden Termins des Zeitgebers (Gattermann 1975).

Die gegenüber dem Nachmittag ca. 10-15% höhere Kinnmarkieraktivität der Vormittagsmessungen lag etwa 5 Stunden vor der Mitte der Lichtzeit (13.30), die der Nachmittagsmessungen nur etwa 1,5 Stunden von ihr entfernt und damit deutlich näher am Aktivitätsminimum. Jedoch besteht die Möglichkeit, daß die Differenz der Vor- und Nachmittagsmessungen durch den Einfluß der Fütterung mitgeformt wurde und zwar in der Weise, daß vor dem Fütterungszeitpunkt ein antizipatorischer Effekt auf das Füttern und danach eine gewisse Verdauungs-

ruhe die Aktivität beeinflusst hat. Die Korrelation mit der lokomotorischen Aktivität würde aber auch in diesem Falle erhalten bleiben.

Es liegt daher nahe, die Kinnmarkieraktivität nicht als Zufallsgröße, sondern als eine für das jeweilige Individuum charakteristische Größe anzusehen, die rhythmischen circadianen Schwankungen unterworfen ist.

6.2. Zu photoperiodischen Einflüssen

Die Veränderungen, nach Umstellung der Tageslichtlänge von Lang- auf Kurztag und vice versa, erfaßten alle drei Parameter, Markieraktivität, Pheromonemission und Vulvaadspektion, deutlich und schnell, mit einer hohen Korrelation, wie es aus den Abbildungen 10, 11 und 12 hervorgeht. Es kann kaum Zweifel daran bestehen, daß die Photoperiode der alleinige Auslöser bzw. Verursacher war, zumal alle anderen Umweltbedingungen konstant gehalten wurden.

Jedoch zeigen die am Ende der 6- monatigen Kurztagsphase gehäuft aufgetretenen Stufenübergänge der Vulvafärbung (kaum mehr Stufe 1 vorhanden), daß eine endogene circannuale Rhythmik nicht ausgeschlossen werden kann.

Der Grund kann hier auch daran liegen, daß der Einfluß der vorangegangenen Duftversuche zu einer gewissen pheromon-induzierten Stimulation der Ausschüttung von Hypophysenhormonen geführt hat. Von einem Primer-Effekt, wie er von mehreren Autoren beschrieben wird, z.B. beim Schaf (Martin et al., 1980) oder Nagetieren (Whitten, 1958, 1959), kann aber nicht gesprochen werden, da die Reaktion nicht besonders auffällig war. Außerdem spricht die Tatsache dagegen, daß der Blutöstrogenspiegel (Östradiol-17- β) bei allen Tieren ab der Lichtumstellung von Lang- auf Kurztag kontinuierlich absank.

Nach der Umstellung von Kurz- auf Langtag trat der Anstieg aller Testparameter in Form eines "Overshoots" kurzfristig deutlich über das normale Langtagniveau. Dieser Effekt wurde jedoch alleinig von den drei jüngeren Tieren verursacht. Zum Beginn des Experiments waren alle drei Tiere knapp 5 Monate

alt, also gerade geschlechtsreif und wogen zwischen 2 und 2,5 Kilo. Am Ende der Kurztagsversuche wogen sie zwischen 3.5 und 4 Kilo. Ein weiterer Hinweis auf ihre noch nicht vollständige Ausdifferenzierung war die große Schwankungsbreite von Pheromonemission und Kinnmarkieraktivität, sowie die niedrigen Durchschnittswerte von Vulvafärbung und Vulvaschwellung.

Da diese jüngeren Tiere zudem auch bei den Stufenübergängen der Vulvafärbung von 1 nach 2, am Ende der Kurztagsversuche, dabei waren, liegt es nahe, einen endogenen Einfluß zu vermuten. Es könnte sein, daß bei Tieren, die noch nicht geboren haben bzw. die Geschlechtsreife noch nicht erreicht haben, eine Unterdrückung der sich normalerweise anschließenden Paarungssaison, etwa wie hier mit kurzen Photoperioden, mit einer gewissen Nachholreaktion verbunden ist.

Die Abhängigkeit von Sexualhormonen verdeutlicht die Kurve des kastrierten Tieres, das in allen Parametern von Veränderungen der Tageslänge unbeeinflußt blieb. Es scheint also so zu sein, daß der photoperiodische Effekt über die Gonaden die Testparameter beeinflußt hat. Das erscheint nicht ungewöhnlich, da auch bei anderen Tierarten, wie etwa beim Hamster, welcher unter konstanten Lichtbedingungen keinerlei jahresperiodische Veränderungen in der Gonadenaktivität zeigt, kurze Photoperioden im Sommer Hodenregression und lange Photoperioden im Winter die Wiederherstellung der Gonaden hervorrufen (Reiter, 1972; Hoffmann, 1978). Die Wirkung der Photoperiode auf die Hodengröße und Hodenaktivität von Rammeln wurde in vielen Arbeiten nachgewiesen (Dahlbeck, 1981; Küderling, 1980; Walter et al. 1968). Bei der Häsinn kann diesbezüglich ein Einfluß auf die Ovarien durch die Veränderungen der Vulvafärbung angenommen werden.

Die Vulvafärbung nimmt, wie in diesem Versuch gezeigt werden konnte, dunklere Rottöne an, wenn lange Photoperioden (16L:8D) einwirken. Eine Arbeit von Rottmann und Bieniek (1982) zeigte, daß die Zahl der Gelbkörper an den Ovarien um so größer ist, je dunklere Rottöne die Labien aufweisen. Die

photoperiodische Einwirkung auf die Ausschüttung von Sexualhormonen von den Gonaden erhärtet sich damit.

Eine gewisse Vorsicht bei der Beurteilung von Schwellung und Farbe muß aber für den Laien geübt werden, da die Vulva zeitweilig zu extremen Stauungszuständen neigt, die mit dunkelrot-violetter Farbe der Labien begleitet ist. Dieser Stauungszustand trat bei fast allen intakten Häsinnen auf und besonders häufig unter 16L:8D. Letzteres deutet darauf hin, daß hierbei auch Sexualhormone eine Rolle spielen könnten.

Da diese Erscheinung aber nur wenige Minuten andauerte und an keinen bestimmten Tagesabschnitt gebunden war, also einen Zufallsbefund darzustellen schien, war eine genauere Untersuchung dieses Phänomens nicht möglich. Aus diesem Grunde wurde nicht dieser Stauungszustand als das für diesen Tag relevante Vulvabild notiert, sondern das, das sich nach Abschwellung der Labien bot (nach ca. 5 Min).

Des weiteren stellte sich heraus, daß die Vulvafärbung der sicherste und repräsentativste Gesichtspunkt bei der Adspektion der Vulva war, da die Schwellung sich weniger auffällig änderte und zudem große individuelle anatomische Ausgangsvoraussetzungen bestanden.

Markierverhalten steht bei den meisten Säugetieren in einem engen Zusammenhang mit Sexualhormonen. Es beginnt mit Eintritt der Geschlechtsreife und kann bei adulten Tieren durch Kastration reduziert werden. Die exogene Zufuhr von Testosteron beim männlichen Gerbil bzw. Östrogen beim weiblichen Kaninchen stimuliert das Markierverhalten solcher Tiere, mehr oder weniger dosisabhängig, wieder auf Ausgangsniveau (Probst, 1984; Hudson, 1988). Ähnliche Verhältnisse liegen bei der Pheromonemission der Häsin vor (Hudson, 1988).

Die Beteiligung von Sexualhormonen erklärt sich daraus, daß das photoperiodische Signal über die Stimulation der Zirbeldrüse und die damit verbundene Ausschüttung von Melatonin, das seinerseits auf den Hypothalamus wirkt, übersetzt wird. Damit kann die Sekretion von Gonadotropinen beeinflusst werden, was den damit verbundenen Einfluß auf die Gonaden erklärt (Kappers, 1976; Moore, 1978; Fraschini et al. 1969;

Hastings et al. 1985). Gestützt wird diese Hypothese durch zahlreiche Ausschaltungsexperimente, wobei die Auswirkungen der Pinealektomie oder die Unterbrechung der Verbindungen, die an der Übermittlung des photoperiodischen Signals zum Pineal beteiligt sind, sehr vielfältig sind (Hoffmann, 1979, 1981a, 1981b).

Die Korrelationen zwischen Kinnmarkierverhalten, Pheromonemission und Vulvaveränderungen sind immer als individuelle Korrelate zu verstehen. Insbesondere gibt es an der Vulva sehr große individuelle Unterschiede, was die Schwellung betrifft. In den vorliegenden Ergebnissen besteht keine allgemeine Korrelation zwischen Vulvazustand, Spontanaktivität, Pheromonemission oder Blutöstrogenspiegel. Zwar sind innerhalb der einzelnen Individuen Schwankungen von einem der Testparameter mit gleichsinnigen Veränderungen von allen übrigen Meßparameter verbunden. Ein allgemeiner Rückschluß, ausgehend von einem Meßparameter, etwa der Pheromonemission, auf die übrigen Eigenschaften des Tieres (Kinnmarkieren, Blutöstrogenspiegel, Vulvazustand), setzt jedoch in jedem Fall die Kenntnis des Basisniveaus des Individuums in den entsprechenden Parametern voraus. So kann beispielsweise die Markieraktivität eines Individuums nach Kastration immer noch höher sein als die eines andern intakten Kaninchens; auch muß eine große Vulva nicht gleich eine hohe Pheromonemission oder Kinnmarkieraktivität bedingen. Auch bei männlichen Gerbils stellt das Basisniveau des Markierverhaltens eine individuelle Größe dar, die ihrerseits Korrelate mit Umweltfaktoren bildet. Allgemeine Rückschlüsse von der Quantität des Markierens auf den Testosteronspiegel oder Organgewichte sind jedoch nicht möglich (Probst, 1984). Vergleichbares gilt auch für das Sexualverhalten bei Ratten (Larsson, 1966, Damassa et al. 1977).

Damit wird beim Kaninchen die Kinnmarkieraktivität erst dann, wenn man die anderen Vergleichsgrößen eines Tieres kennt, zu einem empfindlichen Indikator, da die Korrelation innerhalb des Individuums sehr hoch ist.

Außer der Photoperiode treten noch viele andere Einflüsse in

Wechselbeziehung zu den Testparametern, mit denen die positive Korrelation untereinander noch deutlicher wird (Abb. 26).

Die Kinnmarkieraktivität steht in positiver Relation zum sozialen Rang (Black- Cleworth and Verberne, 1975). Dazu werden dominante Tiere öfter trächtig (Mycytowycz, 1958).

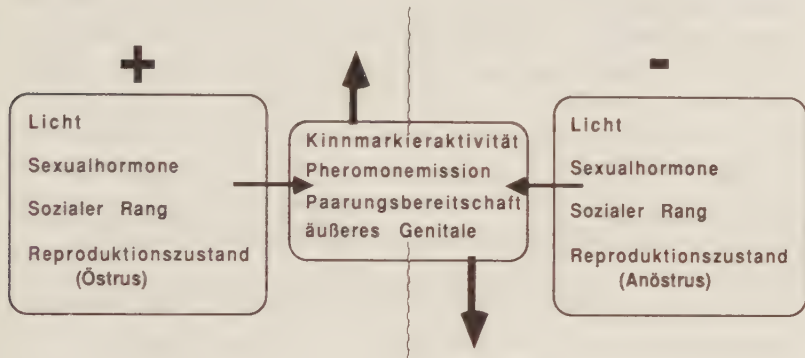


Abb. 26: Auswirkungen durch die Erhöhung (links) und die Erniedrigung (rechts) von unterschiedlichen Faktoren, die eine gleichsinnige Reaktion von untereinander in Korrelation stehenden Eigenschaften eines Kaninchenweibchens (mittleres Feld) verursachen.

Auch wenn man Kaninchen während des ganzen Jahres züchten kann, schwankt die Paarungsbereitschaft, der Paarungserfolg und auch die Größe der erzielten Würfe mit der Jahreszeit bzw. mit der Tageslänge (Hudson, 1988). Saisonale Schwankungen der Paarungsbereitschaft zeigen sich u.a. darin, daß die Begattung normalerweise innerhalb weniger Minuten vollzogen wird, im Winter aber die Häsinnen mehrere Stunden beim Rammler bleiben müssen (Schley, 1985).

Das Kinnmarkierverhalten korreliert zudem mit dem östrischen Verhalten der Häsinnen (Soares und Diamond, 1982), so daß man dadurch eine einfache Möglichkeit besitzt, die Paarungsbereitschaft zu überprüfen, ohne den Deckakt herbeiführen zu

müssen.

Daraus ergeben sich interessante spekulative Aspekte für das Herdenmanagement. Da die Kinnmarkieraktivität so eng mit Korrelaten der Reproduktion verknüpft ist, wäre eine Studie über die Untersuchung von Zuchtleistung und Kinnmarkieraktivität sehr wertvoll. Die Kinnmarkieraktivität würde damit eine elegante Testmethode sein, um den Zuchterfolg eines Tieres abschätzen zu können.

6.3. Reaktionen auf Duftsignale

Aus den Wahlversuchen ging eindeutig hervor, daß Kinnmarkierungen von Spendertieren (männlich, weiblich) aus unterschiedlichen Lichtbedingungen (16L:8D; 8L:16D) eine signifikante Änderung von Markieraktivität und Differenzierungsvermögen der Duftreize hervorrufen können (Tabelle B). Das erscheint nicht ungewöhnlich, da Kaninchen die Kinndrüse zum Markieren des Baus bzw. des Territoriums einsetzen (Mykytowycz, 1965, 1968). Viele Autoren vermuten, daß sie in der Lage sind, viele Informationen über den Sender der olfaktorischen Nachricht aus solchen Kinnmarkierungen zu erfahren, wie etwa das Geschlecht, den sozialen Rang und die Paarungsbereitschaft (Mykytowycz, 1965, 1968, 1972, 1979; Schalken, 1976; Hesterman et al., 1982a/b, 1984; Soares and Diamond, 1982). Da die meisten Arbeiten auf diesem Gebiet jedoch an Wildkaninchen durchgeführt wurden, überrascht es, daß die vorliegenden Ergebnisse aus der domestizierten Form des Kaninchens diese Verhaltensform auch in starker Ausprägung zeigten. Die Studien an Stallkaninchen gewinnen damit den Vorteil, die Versuchsbedingungen zu standardisieren und damit einer viel größeren Palette von Fragen auf den Grund gehen zu können.

Wechselbeziehungen zwischen der Signalqualität des Senders und dem Empfänger

Der stärkste Effekt wurde durch Kinnmarkierungen von LT Rammern ausgelöst; es folgten in absteigender Wirkung LT Weibchen, KT Rammern, KT Weibchen und schließlich der kastrierte Rammern, der keinen Einfluß auf das Markierverhalten der Häsinnen hatte (Abb. 27). In Anbetracht dieser Reihenfolge ist eine Beziehung von Qualität bzw. Wirkung der Duftmarken und der Gonadenfunktion des Senders augenfällig.

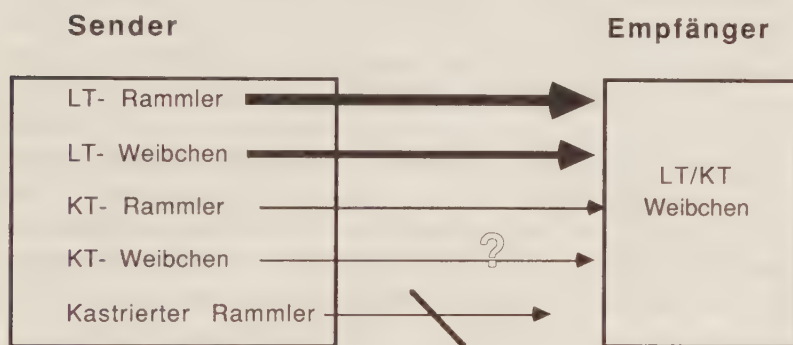


Abb. 27: Die olfaktorische Nachricht "Kinnmarkierung" und ihre Beziehung zwischen Sender und der beim Empfänger (Häsinnen) ausgelösten Reaktionsantwort in Form von Steigerung der Gesamtaktivität des Kinnmarkierverhaltens.

Wenn man berücksichtigt, daß die Photoperiode einen entscheidenden Einfluß auf die Gonadenfunktion ausübt (siehe Kapitel 3; Hoffmann und Küderling, 1975; Küderling, 1980; Magnus Dahlbeck, 1981) und die Spendertiere aus 8L:16D im Vergleich zu Spendertieren aus 16L:8D kaum eine Reaktion auslösten, kommt man zu dem Schluß, daß die Photoperiode über die Gonadenfunktion die Qualität des Kinndrüsensekrets beeinflusst. Damit scheint also die Qualität des Sekrets deutlich mit der Quantität der Markieraktivität zu kor-

relieren, nicht nur vom Sender zum Empfänger, sondern schon innerhalb des Senders.

Interessanterweise bestand auf der Seite der Empfänger kein Unterschied in der Reaktion unter Kurztagbedingungen, wenn fremde Kinnmarkierungen im Arenawahlversuch perzipiert wurden. Allein das Basisniveau der Kinnmarkieraktivität war natürlich unter Kurztag geringer, die prozentuale Änderung stand jedoch denen unter Langtag in nichts nach und war sogar hier stärker. Es scheint also keine Verbindung der Photoperiode mit der Perzeptionsfähigkeit des Informationsgehalts von Kinnmarkierungen und der daraus resultierenden Antwort zu bestehen.

Von Ratten ist bekannt, daß Sexualhormone wie Östradiol und andere Steroidhormone Rezeptorstellen im olfaktorischen Epithel und in den meisten anderen nachgeschalteten Strukturen der Reizverarbeitung besitzen. (Stumpf and Sar, 1981). Bei weiblichen Ratten fand man zudem Schwankungen der Proliferationsrate des Neuroepithels im Vomeronasalorgan in Abhängigkeit vom Sexualzyklus (Kaba et al., 1988). Daß an der Verarbeitung olfaktorischer Reize eine tiefgreifende Beteiligung von Sexualhormonen besteht, zeigten auch die Ergebnisse der kastrierten Häsin. Da die intakten Testtiere aber keine Perzeptionsschwierigkeiten unter Kurztagbedingungen hatten, obwohl der Blutöstrogenspiegel in diesem Versuchsabschnitt gegenüber dem Langtag deutlich abgefallen war, scheint der Kontext, in dem Sexualhormone an dieser Stelle mitwirken, sehr komplexer Natur zu sein.

Die Testtiere konnten aber nicht nur das Geschlecht (Abb. 13) oder die Paarungsbereitschaft (Abb. 11, 13) aus den Duftmarken entnehmen, sie wählten auch alle bei der Anbietung von zwei unterschiedlichen Rammledüften immer den gleichen Rammmler. Ausgehend davon, daß bei vielen Tierarten, insbesondere beim Kaninchen, der Androgenspiegel in positiver Korrelation mit Markierhäufigkeit, Aggressivität, Dominanz und Fruchtbarkeit steht (Bell, 1977, 1986; Thiessen et al. 1970; Lindsay et al. 1968; Blum, 1970; Yahr, 1976), scheint es wahrscheinlich, daß auch der Informationsgehalt

von Duftmarken und die Reaktion des Empfängers damit verbunden sind.

Die Haltbarkeit der Duftmarken war beträchtlich. Eine Überprüfung ergab, daß 2 Wochen alte Markierungen von LT Ramlern noch ohne Schwierigkeiten erkannt wurden. Ähnliches konnten Johnston und Lee (1976) über Duftmarken von Hamstern zeigen oder Roeder (1983) bei Ginsterkatzen, die sogar nach 9 Wochen die Markierungsspuren von Männchen erkannten.

Die Reichweite, ab der Kinnmarkierungen perzipiert werden konnten, scheint jedoch äußerst gering zu sein und erforderte den direkten Kontakt mit dem markierten Objekt. Die Testtiere waren deshalb nicht in der Lage, nach einer Umstellung der Ziegelsteine im Uhrzeigersinn sofort ihren zuvor bevorzugten Stein wiederzufinden und mußten sich erst erneut orientieren.

Der Effekt, der durch die markierten Steine ausgelöst wurde, war bei der ersten Darbietung am deutlichsten. Danach setzten Habituerungsreaktionen ein, die um so schneller waren, wenn die Experimente in enger Reihenfolge stattfanden, so etwa bei den Experimenten 9, 10 und 11.

Die Reaktion der Häsinnen auf Kinnmarkierungen von LT Ramlern trug alle Aspekte einer echten Releaserpheromonwirkung (Wilson u. Bossert, 1963; siehe auch 1.4.). Im Gegensatz dazu stand der Test mit pflanzlichen Düften. Hier war zwar das Interesse am "Karottenstein" groß und die Tiere hielten sich vornehmlich in seiner Nähe auf. Dabei wurde er beschnüffelt und bekratzt, aber eine unmittelbare Wirkung, wie eben durch z.B. Ramlerkinnmarkierungen, wurde nicht ausgelöst.

Es lag daher nahe zu überprüfen, ob das Kinndrüsensekret, über eine endokrine Einwirkung auf den Organismus, auch einen Primereffekt ausübt.

In einem Versuch mit mongolischen Gerbils zeigten Probst und Lorenz (1987), daß ein Anstieg der Markieraktivität der Männchen stattfindet, wenn Urin von Weibchen in die Nasenlöcher der Männchen geträufelt wird. Der in Anlehnung an

diesen Versuch ermittelte Vergleich an weiblichen Kaninchen verlief aber negativ (Abb. 21). Dieses Ergebnis war nicht sonderlich überraschend, da urinmarkierte Steine auch keinen großen Effekt im Arenatest auslösten (Abb. 18).

Um so mehr erstaunlich war es, daß das Kinndrüsensekret auch nicht geeignet war, die Markieraktivität oder die Werte der anderen Testparameter zu erhöhen. Interessanterweise wurde nachträglich jedoch festgestellt, daß das reine, aus der Kinndrüse gewonnene Sekret, auf Ziegelsteine aufgetragen, auch keinen Einfluß auf das Kinnmarkierverhalten ausübte. Es scheint also so zu sein, daß erst ein chemischer Prozeß, auf der Haut oder den Haaren der Tiere, das Sekret der Kinn-drüsen in eine wirksame Form umsetzt oder daß andere chemische Komponenten mit dem Sekret gemischt werden müssen.

6.4. Beteiligung des akzessorischen Systems bei der Verarbeitung von Geruchseindrücken aus Kinnmarkierungen

Bewertung der Methode

Die mediale Bulbusläsion hatte zum Ziel, den Nerven die vom VNO zum Bulbus olfactorius accessorius ziehen zu unterbrechen, um damit das VNO ausschalten zu können.

Ausschaltungsexperimente durch die Entnahme des VNO sind bei anderen Tierarten, wie etwa Hamster (Clancy et al, 1984a; Steel & Keverne, 1985; Meredith, 1986) Maus (Wysocki, 1982; Clancy et al., 1984) oder Schaf (Beauchamp et al., 1982, 1985) bekannt.

Die Entnahme des VNO an adulten Kaninchen zeigte sich jedoch mit Schwierigkeiten behaftet, da die Entnahme über das Gaumendach als ein für das Tier unzumutbarer Eingriff abgeschätzt wurde. Ein weiterer Versuch das VNO mit einer Sonde über den Ductus incisivus zu erreichen schlug fehl, da festgestellt wurde, daß das VNO keinen direkten Zusammenhang mit diesem Kanal besitzt. Diese in der allgemeinen Literatur vertretene Lehrmeinung (Nickel, Schummer, Seiferle, 1975)

konnte auf das Kaninchen nicht übertragen werden. Aus den eigens dazu durchgeführten Präparationsarbeiten ging hervor, daß der Ductus incisivus die Mundhöhle ausschließlich mit dem ventralen Nasengang verbindet. Das VNO seinerseits besitzt einen Ausgang am rostradorsalen Ende, der sich in den Meatus ventralis der Nasenhöhle öffnet. Das VNO über diese Öffnung mittels einer Sonde zu erreichen, ist möglich. Es wurde aber, aufgrund von Befunden über den Verlauf der Nerven vom VNO zum Bulbus olfactorius accessorius (Winans und Scalie, 1970), der medialen Bulbusläsion der Vorzug gegeben.

In jedem Falle aber wird dadurch dieses Experiment nur als grobe Annäherung an die Frage über die Funktion des akzesorischen olfaktorischen Systems zu werten sein.

Hypothesen aus den Ergebnissen

Durch die mediale Läsion des Bulbus olfactorius und der damit verbundenen Unterbrechung der Wege von VNO zum Bulbus olfactorius accessorius wurde eine überzeugende Verhaltensänderung verursacht, die zeigte, daß die Tiere nicht mehr in der Lage waren, Geschlechtsunterschiede zu perzipieren bzw. darauf zu reagieren. Die beiden Kontrollgruppen (die intakten und die beidseitig lateral lädierten Tiere) hingegen differenzierten einhellig zwischen Rammlerstein und Weibchenstein.

Da die Vorleistungen der einzelnen Tiere genauestens bekannt waren und sich das Kinnmarkierverhalten als ein sehr empfindliches und genaues Maß erwies, wie die Tiere auf Duftreize reagieren (Kapitel 4), ist die Aussagekraft groß. Dennoch kann nicht ausgeschlossen werden, ob und inwieweit die Beschädigungen der medialen Teile des Bulbus olfactorius an diesem Ergebnis beteiligt sind.

Schon der Entdecker des VNO, Jakobson (1811), vermutete, daß dieser Teil des olfaktorischen Systems zur Erkennung des Geschlechtspartners dient. Dieses bis heute noch nicht genau in seiner Funktion erforschte Sinnesepithel scheint in der

Tat damit zusammenzuhängen, wie es aus dieser Arbeit hervorgeht.

Durch die Exstirpation des Bulbus olfactorius bei Schafböcken konnte Lindsay (1965) zeigen, daß diese Tiere nicht mehr in der Lage waren, östrische von nichtöstrischen Schafen zu unterscheiden.

Bei Hamster verursachte der gleiche Eingriff den kompletten Verlust des Sexualverhaltens, gleichgültig, ob es sich um sexuell erfahrene oder unerfahrene Tiere handelte. Auch die Applikation von Testosteron konnte keine Normalisierung mehr erreichen (Murphy and Schneider, 1970).

Das Kaninchen reagiert mit Fruchtbarkeitsstörungen, die ihren Ursprung in Funktionsstörungen der induzierten Ovulation haben (Brooks, 1937; Sawyer, 1956), wenn der Bulbus olfactorius zerstört wird. Franc (1966) fand, daß die Bulbektomie vor der Pubertät bei Kaninchen Entwicklungsstörungen auslöst und bei adulten Tieren Störungen im Paarungsverhalten, sowie Veränderungen am weiblichen Genitale verursacht. Daß die Bulbektomie immer auch mit einer Unterbrechung der sensiblen Wege zum Bulbus olfactorius accessorius verbunden ist, war damals noch nicht bekannt. Erst mit der Kenntnis der genauen anatomischen Verhältnisse (Winans and Scalia, 1970) war es möglich, gezieltere Läsionsexperimente zu entwickeln.

In den gegenwärtigen Stand der Wissenschaft gliedern sich damit die hieraus gewonnenen Ergebnisse als nicht ungewöhnlich ein.

6.5. Ausblicke

Während die meisten sozial relevanten Verhaltensweisen sehr komplexer Natur sind und zudem meist die Interaktion mit einem Artgenossen implizieren, ist das Markierverhalten ein eindeutig definierter, stereotyper Verhaltensakt (Ewer, 1969; Ralls, 1971). Ein Tier markiert, oder es markiert nicht. Dadurch läßt sich diese Verhaltensform zu einem leicht und sicher standardisierbaren Biotest heranziehen. Die ermittelten Kinnmarkieraktivitäten der Versuchstiere geben ein für jedes Individuum charakteristisches "Markierprofil" wieder. Daß es sich dabei um kein zufallsorientiertes Resultat handelt, zeigen die Ergebnisse aus dem Vergleich der Vormittags- und Nachmittagsmessungen, bei denen die jeweilige Tagesform der Tiere einer circadianen Schwankung unterworfen ist, die nur in sehr engen Grenzen variiert.

Die Kinnmarkieraktivität von Kaninchen wird wegen ihrer hohen Empfindlichkeit und ihrer guten Reproduzierbarkeit als Biotest in der olfaktorischen Forschung und in der photoperiodischen Forschung in der Zukunft einen wertvollen Beitrag liefern können.

7. Zusammenfassung

In dieser 3-gliedrigen Arbeit wurden an weiblichen und weiblich-kastrierten adulten Kaninchen folgende Fragenkomplexe bearbeitet.

1. Der Einfluß von langen (L16:D8) und kurzen (L8:D16) Photoperioden auf östrische Korrelate. 2. Die Reaktion der Testtiere auf arteigene Sekrete, insbesondere dem der Kinndrüse. 3. Die Rolle des akzessorischen olfaktorischen Systems bei der Verarbeitung von Geruchssignalen bzw. Pheromonen. Als Testparameter wurden das Kinnmarkierverhalten, die Emission des Zitzensuchpheromons und die Adspektion des äußeren Genitales herangezogen. Flankierend wurden zusätzlich an 5 Terminen Blutproben auf ihren Gehalt an Östradiol-17- β untersucht.

Ergebnisse: 1. Die Kinnmarkieraktivität war tageszeitlichen Schwankungen unterworfen. Bei Kinnmarkieraktivität und der Pheromonemission kam es zu einem extremen Absinken der Werte nach Umstellung von LT auf KT, bzw. zu einem steilen Anstieg von KT auf LT. Die ersten Veränderungen traten dabei schon nach wenigen Tagen auf. Das Bild der Vulva veränderte sich gleichsinnig, mit einer Abnahme des Schwellungszustandes und einem Blasserwerden der Rottöne. Der Blutöstrogenspiegel sank kontinuierlich während der KT Phase ab. Die kastrierten Tiere blieben dagegen in allen Testparametern von der Photoperiode unbeeinflusst. 2. Alle Häsinnen waren in der Lage unter LT und KT, in Wahlversuchen, Duftmarken fremder Rammeler von fremden Häsinnen zu unterscheiden. Die Stärke der ausgelösten Verhaltensantwort der Testtiere war dabei am stärksten, wenn die Spendertiere unter LT aufgestellt waren und Kinnmarkierungen von Rammclern angeboten wurden. Eine langfristige Stimulation mit Kinndrüsensekret und Urin verlief ergebnislos.

3. Durch beidseitige mediale Läsionen am Bulbus olfactorius war eine Differenzierung zwischen männlichen und weiblichen Kinnmarkierungen nicht mehr möglich. Beidseitig lateral lädierte Tiere reagierten wie die intakten Kontrolltiere unverändert mit einer klaren Präferenz für rammclermarkierte

Objekte.

Das Kinnmarkieverhalten zeigte für jedes Individuum ein charakteristisches Profil und erwies sich als empfindlicher Biotest für den Einsatz in der olfaktorischen und photo-periodischen Forschung.

Summary

Interaction between photoperiod, pheromones and correlates of estrus in female rabbits

In this three-part study, intact and ovariectomized female rabbits were used to investigate the following questions:

1. The influence of long (16L:8D) and short (8L:16D) photoperiod on correlates of estrous. 2. The response of test animals to odorous, species-specific secretions, particularly that from the chin glands. 3. The role of the accessory olfactory system in processing these odour signals or pheromones.

Chin marking behaviour, the emission of the nipple-search pheromone and the appearance of the vulva were used as test measures. In addition, blood was sampled during the study five times, and the estradiol-17- β content analysed.

Results: 1. Time of day had a reliable effect on chin marking activity. Following the change from long to short photoperiod, an extreme decrease in chin marking activity and pheromone emission was observed, and a sharp increase following the return to long photoperiod. First changes were already evident after a few days. The appearance of the vulva changed in parallel, with a decrease in turgidity and fading of the reddish colour under short photoperiod. Blood estrogen values also decreased during this period. The ovariectomized animals, however, appeared unaffected on all measures. 2. Both in short and long day conditions, all does were able to discriminate between the chin marks of strange bucks and strange does. The response to the odours was strongest when the donor animals had been kept under long day, and when secretions from bucks were used. Long term exposure to either chin gland secretion or urin had no apparent effect. 3. Following bilateral lesions of the medial olfactory bulb, test does no longer differentiated between male and female chin gland odours. Animals with bilateral lesions of the lateral olfactory bulb, however,

behaved like control animals and continued to prefer the objects marked by bucks.

Chin marking activity proved to be a sensitive parameter characteristic for each animal, and should thus provide a convenient biotest for research in olfactory function and photoperiodism.

8. Literaturübersicht

Alberts, J.R. (1981):

Ontogeny of olfaction: Reciprocal roles of sensation and behavior in the development of perception.

In: R.N. Aslin, J.R. Alberts; M.R. Petersen (eds)

Development of Perception: Psychobiological Perspectives.
Vol.1. Academic Press, New York, 321-357.

Allain, D.; Rougeot, J. (1980):

Induction of autumn molt in mink (*Mustela vison* Peale and Beauvois) with melatonin.

Reprod. Nutr. Develop. 20 (1A), 197-201.

Anderson, M.; Meurling, P.; Dahlbäck, M. (1979):

Biology of the wild rabbit *Oryctolagus Cuniculus* in southern Sweden.: Part 1 and 2; Swedisch Wildlife Research 11, Nr. 2.

Aschoff, J. (1954):

Zeitgeber der tierischen Jahresperiodik.

Naturwiss. 41, 549-56.

Aschoff, J. (1957):

Aktivitätsmuster der Tagesperiodik.

Naturwiss. 44, 362-367.

Beauchamp, G.K.; Martin, I.G.; Wysocki, C.J.; Wellington, J.L. (1982):

Chemoinvestigatory and sexual behavior of male guinea pigs following vomeronasal organ removal.

Physiol. Behav. 29, 329-336.

Beauchamp, G.K.; Wysocki, C.J.; Wellington, J.L. (1985):

Extinction of response to urine odor as a consequence of vomeronasal organ removal in male guinea pigs.

Behav. Neurosc. 99, 950-955.

Bell, D.C. (1980):

Social olfaction in lagomorphs.

In: D.M. Stoddart (ed) Olfaction in mammals. Academic Press, London, 141-164.

Bell, D.C. (1985):

The rabbit and hares: Order Lagomorpha.

In: R.E. Braun and D.W. Mc Donald (eds) Social Odours in Mammals

Clarendon Press, Oxford, 507-530.

Beyer, C.; Mc Donald, P. (1973):

Hormonal control of sexual behaviour in the female rabbit.

Advances in Reprod. Physiol. 6, 185-219.

- Black-Cleworth, P.; Verberne, G. (1975):
Scent-marking, dominance and flehmen behavior in domestic rabbits in an artificial laboratory territory.
Chem. Senses Flavor. 1, 465-494.
- Blum, S.L.; Thiessen, D.D. (1971):
The effect of different amounts of androgen on scent marking in the male Mongolian gerbil.
Horm. Behav. 2, 93-105.
- Borg, B.; Anderson, M.; Meurling, P. (1978):
Biology of the wild rabbit, (*Oryctolagus Cuniculus*) in southern Sweden. 3. Histology of the uterus in the non breeding season.
Acta zool. (Stockholm) 59, 253-260.
- Bönert, D.; Schuh, J.; Tomasalli, G. (1975):
Die Analyse biologischer Rhythmen mittels Korrelationsfunktion und Power-Spektrum.
Biol. Zbl. 94, 3-16.
- Brambell, F.W.R. (1944):
The reproduction of the wild rabbit, (*Oryctolagus cuniculus*).
Proceedings of the Zoological Society of London 114, 1-45.
- Breipohl, W. (1982):
Olfaction and Endocrine Regulation.
IRL Press, London.
- Bronson, F.H. (1968):
Influences on mammalian reproduction.
In: Perspectives in Reproduction and Sexual Behavior, Diamond, M. (ed), Indiana Univ. Press, Bloomington, 341-361.
- Brooks, C. (1937):
The role of the cerebral cortex and a various sense organs in the excitation and execution of mating activity in the rabbit.
Am. J. Physiol. 120, 544-553.
- Brooksbank, B.W.L.; Haslewood, G.A.D. (1950):
The nature of pregnanediol-like glucuronide.
Biochem. J. 47, 36-43.
- Brooksbank, B.W.L.; Gower, D.B. (1970):
The estimation of 3 α -hydroxy-5 α -androst-16-ene and other C-19, delta-16-steroids in urine by gasliquidchromatography.
Acta endocr. 63, 79-90.
- Brown, K. (1979):
Chemical communication between animals.
In: Chemical Influences on Behavior.
Brown, K., Cooper, S.J. (eds.) Academic Press, New York. 599-651.

- Bruce, H.M. (1959):
An exteroceptive block to pregnancy in the mouse.
Nature 184, 105.
- Bruce, H.M. (1960):
A block to pregnancy in the mouse caused by the proximity of
strange males.
J. Reprod. Fertility 1, 96-103.
- Bruce, V.G. (1960):
Environmental entrainment of circadian rhythms.
In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.
Long Island Biological Association, New York, 25, 29-48.
- Bünning, E. (1973):
The Physiological Clock-Circadian Rhythm and Biological
Chronometry.
The English Universities Press LTD London.
- Büttner, W.; Wienert, K. (1935):
Dauerbrunst und Follikelpersistenz. (Experimentelle
Untersuchungen an Kaninchen).
Archiv, Gynäkol. 159, 64-83.
- Bullough, W.S. (1951):
Vertebrate Sexual Cycles.
John Wiley & Sons, London.
- Carlyle, A.; Williams, T.D. (1961):
Artificially induced ovulation in the rabbit.
J. of Physiol. 157, 42-44.
- Carr, W.J.; Loeb, L.S.; Dissinger, M.L. (1965):
Responses of rats to sex odors.
J. comp. physiol. Psychol. 59, 370-377.
- Carr, W.J.; Loeb, L.S.; Wylie, N.R. (1966):
Responses to feminine odors in normal and castrated rats.
J. comp. physiol. Psychol. 62, 336-338.
- Carr, W.J.; Martorano, R.D.; Kramers, L. (1970):
Responses of mice to odors associated with stress.
J. comp. physiol. Psychol. 71, 228-238.
- Castelluci, V.F. (1986):
The chemical senses: Taste and smell
In: Principles of Neural Science. Kandel, E.R.; Schwartz,
J.H. (ed)
Elsevier, New York, 409-425.
- Clancy, A.N.; Macrides, F.; Singer, A.G.; Agosta, W.C.
(1984a):
Male hamster copulatory response to a high molecular weight
fraction of vaginal discharge:
Effects of the vomeronasal organ removal.
Physiol. Behav. 33, 653-660.

Clancy, A.N.; Coquelin, A.; Macrides, F.; Gorski, R.A.; Noble, E.P. (1984b): Sexual behavior and aggression in male mice: Involvement of the vomeronasal system. J. Neurosci. 4, 2222-2229.

Claus, R. (1979): Pheromone bei Säugetieren, unter besonderer Berücksichtigung des Ebergeruchstoffes und seiner Beziehung zu anderen Hodensteroiden. Verlag Paul Parey, Hamburg u. Berlin.

Claus, R.; Karlson, P. (1983): "Sex in der Luft" oder: Pheromone steuern das Sexualleben. Münch. med. Wschr. 125, 767-770.

Cowley, J.J.; Wise, D.R. (1972): Some effects of mouse urine on neonatal growth and reproduction. Anim. Behav. 20, 499-506.

Dagg, A.I.; Winsor, D.E. (1971): Olfactory discrimination limits in gerbils. Can. J. Zool. 49, 283-285.

Dahlbäck, M. (1981) Biology of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* in southern Sweden; part 4, Leyding cell activity and seasonal development of two male accessory organs of reproduction. Acta zool. (Stockholm), 62, 113-120.

Daly, M. (1977): Some experimental test of the functional significance of scent-marking by gerbils (*Meriones unguiculatus*). J. comp. physiol. Psychol. 91, 1082-1094.

Damassa, D.A.; Smith, E.R.; Tennet, B.; Davidson, J.M. (1977): The relationship between circulating testosterone levels and male sexual behavior in rats. Horm. Behav. 6, 197-209.

Dehnhard, M.; Over, R.; Hopen, H-O.; Schams, D.; Claus, R. (1988): LH release in the goat in response to male pheromones. Acta endocr. Suppl. 287, 117, 58-59.

Deutsch, J.A. (1957): Nest building behavior of domestic rabbits under semi-natural conditions. Brit. J. Anim. Behav. 5, 53-54.

Dominic, C.J. (1965): The origin of the pheromones causing pregnancy block in mice. J. Reprod. Fertil. 10, 469-472.

- Ewer, R.F. (1968):
Ethology of Mammals.
Logos Press, London.
- Farner, D.S. (1961):
Comperative physiology: photoperiodicity.
Ann. Rev. Physiol. 23, 71-96.
- Farrell, G.; Powers, D.; Otani, T. (1968):
Inhibition of ovulation in the rabbit: seasonal variations
and the effects of indoles.
Endocrinology 83, 599-603.
- Flux, J.E.C. (1965):
Timing of the breeding season in the hare, *Lepus europaeus*
Pallas, and rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L).
Mammal. 29, 557-562.
- Franc, H. (1966a):
Ablation des bulbes olfactifs chez la lapine pupere.
Repercussion sur la tractus genital et le comment sexuel.
Compt. Rend. Soc. Biol. 160, 389-391.
- Franc, H. (1966b):
Effets de l'ablation des bulbes olfactifs sur la physiologie
génital chez la lapine adulte.
Compt. Rend. Soc. Biol. 160, 863-865.
- Fraschini, F.; Piva, F.; Martini, L. (1969):
Indole compounds and FSH secretion.
In: Programm of the 51st Meeting of the Endocrine Soc.
(USA), 80.
- Freeman, N.C.G.; Rosenblatt, J.S. (1978):
Specificity of litter odors in the control of home
orientation among kittens.
Dev. Psychobiol. 11, 459-468.
- Frölich, A. (1948):
Some factors affecting semen production in rabbits.
Primo congresso internazionale di Fisio-Patologia della
Riproduzione Animale e di Fecondazione artificiale, Milano,
1948.
- Galperin, S.J. (1937):
Is there a spontaneous oestrus cycle in rabbits?
Bulletin de Biologie et de Medecine Experimental de VURSS 4,
300-302.
- Gattermann, R. (1975):
Circadiane lokomotorische Aktivität und Freßaktivität des
Kaninchens.
Diplomarbeit, Halle.

Gattermann, R. (1978):

Zur Biorhythmik des Kaninchens (*O. cuniculus* (L) f. domestica)

1. Mitteilung: Circadiane Rhythmen der lokomotorischen Aktivität, der Futter- und Wasseraufnahme, der Harnabgabe und des Körpergewichts.

Zool. Jb. Physiol. Bd. 82, 214-233.

Goodrich, B.S.; Mykytowycz, R. (1972):

Individual and sex differences in the chemical composition of pheromone-like substances from skin glands of the rabbit, *Oryctolagus cuniculus*.

Mammal. 53, 540-548.

Goss, R.J.; Dinsmore, C.E.; Grimes, L.N.; Rosen, J.K.

(1974): Expression and suppression of the circannual antler growth cycle in deer.

In: Circannual Clocks, Pengelley, E.T. (ed.). Academic Press New York, 393-422.

Gottlieb, G. (1971):

Ontogenesis of sensory function in birds and mammals.

In: Tobach, E.; Aronson, L.R.; Shaw, E. (eds) The Biopsychology of Development.

Academic Press, New York, 67-128.

Hafez, E.S.E. (1964):

Seasonal fluctuations in ovulation rate and superovulatory response of the domestic rabbit (*Oryctolagus cuniculus*).

Acta zool. Sweden 45, 123-131.

Halberg, F.; Peterson, R.E.; Silber, R.H. (1959):

Phase relation of 24 hour periodicities in blood corticosterone. Mitose in cortical adrenal parenchyma, and total body activity.

Endocrinology, 64, 222-230.

Halberg, F. (1969):

Chronobiology.

Ann. Rev. of Physiol. 31, 675-725.

Halpern, M. (1983):

Nasal chemical senses in snakes.

In: Ewert, J.P.; Capranica, R.R.; Ingle, D.J. (eds) Advances in Vertebrate Neuroethology. Plenum Press, New York, 141-176.

Halpern, M. (1987):

The organisation and the function of the vomeronasal system.

Ann. Rev. Neurosci. 10, 325-362.

Halpern, M.; Kubie J.L. (1984):

The role of the ophidian vomeronasal system in species-typical behavior.

Trends Neurosci. 7, 472-477.

- Halpin, Z.T. (1986):
Individual odors among mammals: Origins and functions.
In: Rosenblatt, J.S. (ed) Advances in the Study of Behavior.
Vol. 16. Academic Press, New York, 39-70.
- Hamilton, C.E. (1949):
Some indications of cyclic reproductive activity in the
non-ovulating rabbit.
Am. J. Physiol. 159, 573.
- Hamilton, C.E. (1951):
Evidence of cyclic reproductive phenomena in the rabbit.
Anat. Rec. 110, 557-572.
- Hammond, J.; Marshall, F.H.A. (1925):
Reproduction in the rabbit.
Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Harker, J.E. (1964):
The Physiology of Diurnal Rhythms.
Cambridge University Press, London.
- Hastings, M.H.; Herbert, J.; Martenez, N.D.; Roberts, A.C.
(1985):
Annual reproductive rhythms in mammals:
Mechanisms of light synchronization.
Annals. N. Y. Acad. Sci. 453, 182-204.
- Heape, W. (1905):
Ovulation and degeneration of ova in the rabbit.
Proc. Royal Soc.(Lord) B 76, 260-268.
- Hestermann, E.R.; Mykutowycz, R. (1982a):
Missidentification by wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, of
a group members carrying the odor of foreign inguinal gland
secretion. I. Experiments with all-male groups.
J. Chem. Ecol. 8, 419- 427.
- Hestermann, E.R.; Mykutowycz, R. (1982b):
Missidentification by wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, of
group members carrying the odor of foreign inguinal gland
secretion.
II. Experiments with all-female groups.
J. Chem. Ecol. 8, 723-729.
- Hestermann, E.R.; Malafant, K.; Mykutowycz, R. (1984):
Missidentification by wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, of
group members carrying the odor of foreign inguinal gland
secretion.
III. Experiments with mixes sex groups and analysis of
further data from all-male and all-female groups
J. Chem. Ecol. 10, 403-419.
- Hill, M.; White, W.E. (1933):
The growth and regression of follicles in the oestrous
rabbit.
J. of Physiol. 80, 174-178.

- Hiroe, K.; Tomizuka, T.C. (1965):
Effects of high environmental temperature on semen
production in domestic animals.
Bulletin of the National Institut of Animal Industry, Japan
9, 27-35.
- Hof v., M.V.; Rietveld, W.J.; Tordoir, W.E.M. (1963):
Influence of lumination on locomotor activity of rabbits.
Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. 12, 266-274.
- Hoffmann, K. (1973):
The influence of photoperiod and melatonin on testis size,
body weight, and pelage colour in the Djungarian hamster
(*Podopus sungorus*).
J. comp. Physiol., 95, 267-282.
- Hoffmann, K. (1974):
Synchronisation biologischer Periodik durch Licht.
Mitt. Max-Planck-Ges. Heft 1, S. 18-35.
- Hoffmann, K. (1978):
Effects of short Photoperiods on puberty, growth and molt in
the Djungarian Hamster (*phodopus sungorus*).
J. Reprod. Fert. 54, S. 29-35.
- Hoffmann, K. (1979):
Photoperiod, pineal, melatonin and reproduction in hamsters.
In: The Pineal Gland of Vertebrates including Man.
Progress in Brain Research, Vol. 52, Kappers, J.A.; Pevet,
P. (eds.). Elsevier/North Holland Biomedical Press
Amsterdam, New York
397-415.
- Hoffmann, K. (1981a):
Ist die Zirbeldrüse der Säuger ein antigonadotropes Organ?
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 97-109.
- Hoffmann, K. (1981b):
Photoperiodism in vertebrates.
In: Aschoff, J. (ed): Handbook of Behavioral Neurobiology,
vol. 4. (Plenum) New York, 449-473.
- Hoffmann, K.; Küderling, I. (1975):
Pinelectomy inhibits stimulation of testicular development
by long photoperiods in a hamster (*Phodopus sungorus*).
Experiencia 31, 122-123.
- Holst, D. v.; Buergel-Goodwin, U. (1975):
The influence of sex hormones on chinning by male *Tupaja*
belangeri and its hormonal modification in short- and
long-term castrates.
Exp. Brain Res. Suppl. 3, 536-538.

- Holst, D. v; Lesk, S. (1975):
Über den Informationsinhalt des Sternaldrüsensekretes
männlicher und weiblicher *Tupaia belangeri*.
J. comp. Physiol. 103, 173-188.
- Hudson, R. (1988):
Das Kaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) als Verhaltensmodell
zur Untersuchung olfaktorischer Funktionen während der
Ontogenese.
Habilitationsschrift, München.
- Hudson, R.; Distel, H. (1983):
Nipple location by newborn rabbits: Evidence for pheromonal
guidance.
Behaviour 82, 260-275.
- Hudson, R.; Distel, H. (1984):
Nipple-search pheromon in rabbits: Dependence on season and
reproductiv state.
J. comp. Physiol. A. 155: 13-17.
- Imai, I. (1960):
Study on smear specimens of the vaginal content of
non-pregnant mature rabbits.
Hiroshima J. Med. Sci. 9, 61-81.
- Jakobson, L. (1811):
Description anatomique d'un organ observé dans les
Mammifères.
Ann. Musée Hist. Natl. Paris 18, 412-424.
- Johnson, R.P. (1973):
Scent marking in mammals.
Anim. Behav. 21, 521-535.
- Johnston, R.E. (1976):
Persistence of the odor deposited by two functionally
distinct scent marking behaviors of golden Hamster.
Behav. Biol. 16, 199-210.
- Kaba, H.; Rosser, A.E.; Keverne, E.B. (1988):
Hormonal enhacement of neurogenesis and its relationship to
the duration of olfactory memory.
Neuroscience 24, 1, 93-98.
- Kamwanja L. A.; Hauser E.R. (1983):
The influence of photoperiod on the onset of puberty in the
female rabbit.
J. Anim. Sci. 56, 1370-1375.
- Kappers, J.A. (1976):
The mammalian pineal gland, a survey.
Acta neurochirurgica 34, 109-149.

- Karlson, P.; Lüscher, N. (1959):
 "Pheromones": A new term of a class of biologically active substances.
 Nature 183, 55-56.
- Keane, M.G.; Crowley, J.P. (1968):
 Limiting faktors in the induction of early breeding in sheep.
 Proc. IV. Int. Cong. Anim. Reprod. Artif. Insem. Vol. 2, Paris 1463-1465.
- Keverne, E.B. (1979):
 The dual olfactory projections and their significance for behavior.
 In: F.J. Ritter (ed) Chemical Ecology: Odour communication in Animals. Elsevier, Amsterdam, 75-83.
- Kiddy, C.A.; Mitchell, D.S. (1981):
 Estrus related odors in cows: Time of occurrence.
 J. Dairy Sci. 64, 267-271.
- Kleitman, N.; Engelmann, T. (1947):
 Diurnal cycle in activity and body temperature of rabbits.
 Fed. Proc. 6, 143.
- Kraft, R. (1978):
 Beobachtungen zur Tagesperiodik von Wild- und Hauskaninchen.
 Z. Säugetierkunde, 43, 155-166.
- Küderling, I. (1980):
 Annuale Rhythmen bei Schneehasen (*Lepus timidus* L.) und ihre Beeinflussung durch die Photoperiode und Melatonin.
 Dissertation, München.
- Kühnel, W. (1971):
 Die Glandulae rectales (Proctodaealdrüsen) beim Kaninchen. Lichtmikroskopische und histochemische Untersuchungen.
 Z. Zellforsch. 118, 127-141.
- Kühnel, W; Wrobel, K-H. (1967):
 Morphologische Untersuchungen an den Glandulae inguinales des Kaninchens. II. Die Histotopik von Oxidoreduktasen.
 Histochemie 10, 201-207.
- Larsson, K. (1966):
 Individual differences in reactivity to androgen in male rats.
 Physiol. Behav. 1, 255-258.
- Lee, S. van der; Boot, L.M. (1955):
 Spontaneous pseudopregnancy in mice I.
 Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. 4, 442-443.
- Lee, S. van der; Boot, L.M. (1956):
 Spontaneous pseudopregnancy in mice II.
 Acta Physiol. Pharmacol. Neerl. 5, 213-214.

- Leidhahl, L.C.; Moltz, H. (1975):
Emission of the maternal pheromon in the nulliparous and failure of emission in the adult male.
Physiol. Behav. 14, 421-424.
- Leon, M.; Moltz, H. (1971):
Maternal pheromone: Discrimination by preweanling albino rats.
Physiol. Behav. 7, 265-267.
- Leon, M.; Moltz, H. (1972):
The development of the pheromonal bond in the albino rat.
Physiol. Behav. 8, 683-686.
- Lincoln, D.W. (1974):
Suckling: A time-constant in the nursing behaviour of the rabbit.
Physiol. Behav. 13, 711-714.
- Lindsay, D.R. (1965):
The importance of the olfactory stimuli in the mating behavior of the ram.
Anim. Behav. 13, 75-78.
- Lindsay, D.R.; Cognie, Y.; Pelletier, J.; Signoret, J.P. (1975):
Influence of the presence of rams on the timing of ovulation and discharge of LH in ewes.
Physiol. Behav. 15, 423-426.
- Lindzey, G.; Thiessen, D.D.; Tucker, A. (1968):
Development and hormonal control of territorial marking in the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*).
Develop. Psychobiol. 1, 97-99.
- Lyne, A.G.; Molneux, G.S.; Mykytowycz, R.; Parakkal, P.F. (1964):
The development, structure, and function of the submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit.
Aust. J. Zool. 12, 340-348.
- Macrides, F. (1976):
Olfactory influences on neuroendocrine function in mammals.
In: Doty, R.L. (ed) Mammalian Olfaction, Reproductive Processes and Behavior.
Academic Press, New York, 29-65.
- Manno, M.; Bottoms, G.D.; Regnier, F.E. (1981):
Hormonal effects of the sex pheromone, methyl p-hydrobenzoat in the male dog.
62nd Anim. Meeting, Conf. Res. Workers in Animal Disease.
103, 18.

Martin, G.B.; Oldham, C.M.; Cognie, Y.; Pearce, D.T. (1980):
Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino
ewes following the introduction of rams
Anim. Reprod. Sci. 3, 125-132.

Meredith, M. (1983):
Sensory physiology of pheromone communication.
In: Vandenbergh, J.G. (ed) Pheromones and Reproduction in
Mammals.
Academic Press, New York, 199-252.

Meredith, M. (1986):
Vomerolnasal organ removal before sexual experience impairs
male hamster mating behavior.
Physiol. Behav. 36, 737-743.

Moore, R.Y. (1978):
The innervation of the mammalian pineal gland.
In: Progress in Reproductive Biology: The Pineal and
Reproduction, Reiter, R.J. (ed.) Karger Verl. Basel, 1-30.

Müller-Schwarze, D. (1971):
Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus*
columbianus).
Anim. Behav. 19, 141-152.

Müller-Schwarze D.; Mozell, M.M. (1977):
Chemical Signals in Vertebrates.
Plenum Press, New York.

Murphy, M.R.; Schneider G.E. (1970):
Olfactory bulb removal eliminates sexual behavior in the
male hamster.
Science, 167, 302-303.

Myers K.; Poole, W.E. (1962):
A study of the biology of the wild rabbit *Oryctolagus*
cuniculus in confined populations. III. Reproduction.
Aust. J. of Zool. 10, 225-267.

Mykytowycz, R. (1965):
Further observations on the territorial function and
histology of the submandibular cutaneous (chin) glands in the
rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L).
Anim. Behav. 13, 400-412.

Mykytowycz, R. (1968):
Territorial marking by rabbits.
Sci. Amer. 218, 116-126.

Mykytowycz, R. (1970):
The role of skin glands in mammalian communication.
In: Johnston, J.W. Jr.; Moulton, D.C.; Turk, A. (eds.)
Communication by Chemical Signals. Appleton-Century-Crofts,
New York, 327-360.

- Mykytowycz, R. (1972):
The behavioural role of the mammalian skin glands.
Naturwiss. 59, 133-139.
- Mykytowycz, R. (1979):
Some difficulties in the study of the function and composition of semiochemicals in mammals, particularly wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*.
In: Ritter, F.J. (ed) Chemical Ecology: Odour Communication in Animals. Elsevier, Amsterdam, 105-115.
- Mykytowycz, R. (1985):
Olfaction - a link with the past.
J. Human Evol. 14, 75-90.
- Mykytowycz, R.; Gambale, S. (1969):
The distribution of dung-hills and the behaviour of free-living wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L), on them.
Forma et Functio 1, 333-349.
- Mykytowycz, R.; Hesterman, E.R.; Gambale, S.; Dudzinski, M.L. (1976):
A comparison of effectiveness of the odors of rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L), in enhancing territorial confidence.
J. Chem. Ecol. 2, 13-24.
- Mykytowycz, R.; Rowley, I. (1958):
Continuous observation of the activity of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L), during 24-hour periods.
C.S.I.R.O. Wildl. Res. 3, 26-31.
- Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E. (1975):
Lehrbuch der Anatomie der Haustiere, Bd. 4
Nervensystem, Sinnesorgans, Endogene Drüsen
Parey Verlag, Berlin-Hamburg.
- Niethammer, G. (1937):
Ergebnisse von Markierungsversuchen an Wildkaninchen.
Z. Morphol. Ökol. Tiere 33, 297-312.
- Oettel, M. (1975):
Pheromone.
In: Veterinärmedizinische Endokrinologie. Döcke, F. (ed),
Jena: VEG Gustav Fischer, 571-581.
- Orlulak, P.J.; Gawienowski, A.M. (1972):
Olfactory preferences for the rat preputial gland.
Biol. Reprod. 6, 219-223.
- Pennycuik, P.R. (1972):
Oestrus frequency and incidence of pseudopregnancy in mice housed singly and in groups at 4, 21 and 33 C.
Aust. J. biol. Sci. 25, 801-806.

- Poindron, P.; Le Neindre, P. (1980):
Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe.
In: Rosenblatt, J.S.; Hinde, R.A.; Beer, C.; Busnel M.C. (eds.) Advances in the Study of Behavior. Vol.11. Academic Press, New York, 75-119.
- Powers, J.B.; Winans, S.S. (1975):
Vomeronasal organ: Critical role in mediating sexual behavior in the male hamster.
Science 187, 961-963.
- Probst, B. (1984):
Markieraktivität männlicher Gerbils (*Meriones unguiculatus*) und ihre Beziehung zur Aktivität des Hypophysen-Gonadensystems:
Ontogenie, individuelle Stabilität sowie Einfluß sozialer Stimulation. Dissertation, Bayreuth.
- Probst, B.; Lorenz, M. (1986):
Increased scent marking in male mongolian gerbils by urinary polypeptides of female conspecifics.
J. of Chem. Ecol. 13, 851-861.
- Ralls, K. (1971):
Mammalian scent marking.
Science 171, 443-449
- Reiter, R.J. (1972):
Evidence for refractoriness of the pituitary-gonadal axis to the pineal gland in golden hamsters and its possible implications in annual reproductive rhythms.
Anat. Rec. 173, 365-372.
- Reiter, R.J.; Vaughan (1975):
A study of indoles which inhibit pineal antigonadotropic activity in male hamsters.
Endoc. Res. Commun. 2, 299-308.
- Robson, J.M. (1947):
Recent Advances in Sex and Reproductive Physiology.
J. & A. Churchill London.
- Roeder, J.J. (1983):
Etude des interactions sociales entre et femelle chez la Genette (*Genetta genetta* L.):
Relations entre marquage olfactif et agression.
Z. Tierpsychol. 61, 293-310.
- Rottmann O.; Bieniek J. (1982):
Beziehungen zwischen Umwelteinflüssen, Brunsterscheinungen und Ovarreaktion beim Kaninchen.
Z. Versuchstierk. 24, 202-205.

- Sawyer, C.H. (1956):
Effects of central nervous system lesions on ovulation in the rabbit.
Anat. Rec. 124, 358.
- Scalia, F.; Winans, S.S. (1976):
New perspectives on the morphology of the olfactory system: Olfaction and vomeronasal pathways in mammals.
In: Doty, R.L. (ed) Olfaction, Reproductive Processes, and Behavior.
Academic Press, New York, 7-28.
- Schaffer, J. (1940):
Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere.
Urban Schwarzenberg, Berlin.
- Schalken, A.P.M. (1976):
Three types of pheromone in the domestic rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L).
Chem. Senses Flavor 2, 139-155.
- Schallenberger, E.; Schöndorfer, A.M.; Walters, D.L. (1985):
Gonadotropins and ovarian steroids in cattle. I. Pulsatile changes of concentration in the jugular vene throughout the estrus cycle.
Acta endocrin. 108, 312-321.
- Scheving, L.E. (1968):
Circadian and ultradian rhythm in several physiological parameters of the rat. Third International Congress of Histochemistry and Cytochemistry.
New York, Springer Verlag.
- Scheving, L.E.; Pauly, J.E. (1967):
Daily rhythmic variations in blood coagulation times in rats.
Anat. Rec. 157, 657-665.
- Schley, P. (1976):
Untersuchungen zur künstlichen Aufzucht von Hauskaninchen.
Habilitationsschrift, Giesen.
- Schley, P. (1985):
Kaninchen.
Ulmer, Stuttgart.
- Scott, J.P.; Fuller, J.L. (1965):
Genetics and the Social Behavior of the Dog.
University of Chicago. Press, Chicago.
- Shelton, M. (1960):
Influence of the presence of a male goat on the initiation of oestrous cycling and ovulation of angora does.
J. Animal Sci. 19, 368-375.

Shibata, S. (1931):

The oestrous cycle and ovulation in the rabbit.

J. College of Agriculture, Imperial University of Tokyo 11, 309-339.

Signoret, J.P. (1976):

Chemical communication and reproduction in domestic mammals. In R.L. Doty (ed) Mammalian Olfaction, Reproductive Processes and Behavior.

Academic Press, New York, 243-256.

Soares, M.J.; Diamond, M. (1982):

Pregnancy and chin marking in the rabbit, (*Oryctolagus Cuniculus*).

Anim. Behav. 30, 941-143.

Steel, E.; Keverne, E.B. (1985):

Effect of female odour on male hamsters mediated by the vomeronasal organ.

Physiol. Behav. 35, 195-200.

Stumpf, W.E.; Sar, M. (1981):

The olfactory system as a target organ for steroid hormones. In: Breipohl, W. (ed) Olfaction and Endocrine Regulation; 11-21.

IRL Press, London.

Tamarkin, L.; Baird, C.J.; Almeida, O.F.X. (1985):

Melatonin: A Coordinating Signal for Mammalian Reproduction. Science, Vol. 227, 714-720.

Templeton, G.S.; Kellogg, C.E. (1959):

Raising rabbits.

Farmer's Bulletin, U.S. Department of Agriculture No. 2131, 48.

Thiessen, D.D.; Lindzey, G.; Nyby, J. (1970):

The effects of olfactory deprivation and hormones on marking in the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*).

Horm. Behav. 1, 315-325.

Turek, F.W. Desjardins C.; Menaker, M. (1976):

Melatonin-induces inhibition of testicular funktion in adult golden hamsters.

Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 151, 502-506.

Vandenbergh, J.G. (1967):

Effect of the presence of a male on the sexual maturation of female mice.

Endocrinol. 81, 345-349.

Vandenbergh, J.G. (1969):

Male odor accelerates female sexual maturation in mice.

Endocrinol. 84, 658-660.

- Venge, O. (1963):
The influence of nursing behavior and milk production on early growth in rabbits.
Anim. Behav. 11, 500-506.
- Wales, N.A.M.; Ebling F.J. (1971):
The control of apocrine glands of the rabbit by steroid hormones.
J. Endocrinol. 51, 763-770.
- Walter, N.R.; Martinet, L.; Moret, B.; Thibault, C. (1968):
Regulation photoperiodique de l'activité sexuelle chez le lapin male et femelle.
Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie: 51, 773-780.
- Whitten, W.K. (1958):
Modification of the oestrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. Changes in the oestrous cycle determined by vaginal smears.
J. Endocrinol. 17, 307-313.
- Whitten, W.K. (1959):
Occurrence of anoestrus in mice caged in groups.
J. Endocrinol. 18, 102-107.
- Whitten, W.K.; Bronson F.H. (1970):
Role of pheromones in mammalian reproduction.
In: Johnston, Moulton, Turk (eds.) Advances in Chemoreception.
New York, Ampleton Press, Vol 1, 309-325.
- Wierzbowski, S. (1959):
The sexual reflexes of stallions.
Roczn. Nank. Poln. 73, 753-788.
- Wilson, E.O.; Bossert, W.H. (1963):
Chemical communication among animals.
Recent Prog. Horm. Res. 19, 673-710.
- Winans, S.S.; Scalia, F. (1970):
Amygdaloid nucleus: New afferent input from the vomeronasal organ.
Science 170, 330-332.
- Wysocki, C.J. (1979):
Neurobehavioral evidence for the involvement of the vomeronasal system in mammalian reproduction.
Neurosci. Biobehav. Rev. 3, 301-341.
- Wysocki, C.J. (1982):
The vomeronasal organ: Its influence upon reproductive behavior and underlying endocrine system.
In: W. Breipohl (ed.) Olfaction and Endocrine Regulation, 195-208.
IRL Press, London.

Wysocki, C.J., Nyby, J., Whitney, G., Beauchamp, G.K.; Katz, Y. (1982):

The vomeronasal organ: Primary role in mouse chemosensory gender recognition.

Physiol. Behav. 29, 315-327.

Yahr, P. (1976):

The role of aromatization in androgen stimulation of gerbil scent marking.

Hormones Behav. 7, 259-265.

Zarrow, M.X.; Denenberg, V.H.; Anderson, C.O. (1965):

Rabbit: Frequency of suckling in the pup.

Science 150, 1835-1836.

Lebenslauf

Thomas Vodermayr

- 18.03.1961: Geboren in Seeon als Sohn des Postbeamten
Alois Vodermayr und seiner Frau Philippine
Orth
- 1967-1973: Besuch der Grundschule in Obing
- 1973-1982: Besuch des Luitpold-Gymnasiums in
Wasserburg/Inn
- 1982-1988: Studium der Tiermedizin an der
Ludwig-Maximilians-Universität in München
- März 1988: Approbation als Tierarzt
- seit
- Feb. 1987: Arbeit an der vorliegenden Dissertation im
Institut für medizinische Psychologie in
München

Danksagung

An dieser Stelle will ich allen danken, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Besonders Frau Dr. Robyn Hudson danke ich für die Überlassung des Themas und der immer gewährten fachlich kompetenten Unterstützung. Ebenso Herrn Dr. Hansjürgen Distel möchte ich für seine umfangreichen Ratschläge und Hilfsbereitschaft danken. Für die Blutanalysen gilt mein besonderer Dank Herrn Dr. E. Schallenberger in Weihenstephan. Herrn Dr. Fred Sinowatz danke ich, daß ich über ihn die Arbeit an der Tierärztlichen Fakultät einreichen konnte. Frau Fabiola Lara danke ich für die zuverlässige Mithilfe bei den Verhaltensuntersuchungen. Frau Haide Ansari und Frau Astrid Müller danke ich für die Anfertigung der histologischen Schnitte und für den phototechnischen Beistand.

Nicht zuletzt danke ich für die gute Pflege meiner Versuchstiere Herrn Alfred Halser.

